ISSN 0181-0642

# BULLETIN du MUSÉUM NATIONAL d'HISTOIRE NATURELLE

PUBLICATION TRIMESTRIELLE

SECTION C

## sciences de la terre

paléontologie
géologie
minéralogie

4e SERIE T. 5 1983 N° 3

*Juillet-Septembre 1983*

BULLETIN
du
MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE
57, rue Cuvier, 75005 Paris

Directeur : Professeur E. R. Brygoo

Section C : SCIENCES DE LA TERRE

Directeur : Pr L. Leclaire, Laboratoire de Géologie.
Rédaction : P. Dupérier.
Comité scientifique : J. Aubouin (Paris), R. G. C. Bathurst (Liverpool), W. H. Berger (La Jolla), Y. Coppens (Paris), B. Cox (Londres), D. S. Cronan (Londres), J. Fabriès (Paris), de Lumley (Paris), W. R. Riedel (La Jolla).
Comité de Lecture : J. P. Caulet, J. C. Fischer, L. Ginsburg, L. Leclaire, E. A. Perseil.
Les Membres du Comité scientifique sont membres de droit du Comité de Lecture qui désigne les rapporteurs dont un au moins est extérieur au Muséum.

Fondé en 1895, le *Bulletin du Muséum d'Histoire naturelle* est devenu à partir de 1907 : *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle.* Des travaux originaux relatifs aux diverses disciplines scientifiques représentées au Muséum y sont publiés. Il s'agit essentiellement d'études de Systématique portant sur les collections conservées dans ses laboratoires, mais la revue est également ouverte, depuis 1970 surtout, à des articles portant sur d'autres aspects de la Science : biologie, écologie, etc.

La *1re série* (années 1895 à 1928) comprend un tome par an (t. 1 à 34), divisé chacun en six fascicules regroupant divers articles.

La *2e série* (années 1929 à 1970) a la même présentation : un tome (t. 1 à 42), six fascicules par an.

La *3e série* (années 1971 à 1978) est également bimestrielle. Le *Bulletin* est alors divisé en cinq Sections et les articles paraissent par fascicules séparés (sauf pour l'année 1978 où ils ont été regroupés par fascicules bimestriels). Durant ces années chaque fascicule est numéroté à la suite (nos 1 à 522), ainsi qu'à l'intérieur de chaque Section, soit : Zoologie, nos 1 à 356 ; Sciences de la Terre, nos 1 à 70 ; Botanique, nos 1 à 35 ; Écologie générale, nos 1 à 42 ; Sciences physico-chimiques, nos 1 à 19.

La *4e série* débute avec l'année 1979. Le *Bulletin* est divisé en trois Sections : A : Zoologie, biologie et écologie animales ; B : Botanique, biologie et écologie végétales, phytochimie (fusionnée à partir de 1981 avec la revue *Adansonia*) ; C : Sciences de la Terre, paléontologie, géologie, minéralogie. La revue est trimestrielle ; les articles sont regroupés en quatre numéros par an pour chacune des Sections ; un tome annuel réunit les trois Sections.

S'adresser :

— pour les **échanges**, à la Bibliothèque centrale du Muséum national d'Histoire naturelle, 38, rue Geoffroy Saint-Hilaire, 75005 Paris, tél. 331-71-24 ; 331-95-60.
— pour les **abonnements** et **achats au numéro**, au Service de vente des Publications du Muséum, 38, rue Geoffroy Saint-Hilaire, 75005 Paris, tél. 331-71-24 ; 331-95-60. C.C.P. Paris 9062-62.
— pour tout ce qui concerne la **rédaction**, au Secrétariat du Bulletin, 57, rue Cuvier, 75005 Paris, tél. 587-19-17.

Abonnements pour l'année 1983 (Prix h.t.)

Abonnement général : 1080 F.
Section A : Zoologie, biologie et écologie animales : 670 F.
Section B : Botanique, *Adansonia* : 300 F.
Section C : Sciences de la Terre, paléontologie, géologie, minéralogie : 195 F.

*Numéro d'inscription à la Commission paritaire des publications et agences de presse* : 1405 AD

*BULLETIN DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE*
4e série, **5**, 1983, section C (Sciences de la Terre, Paléontologie, Géologie, Minéralogie), n° 3

## SOMMAIRE — *CONTENTS*

I. U. Cheema, S. Sen and L. J. Flynn. — Early Vallesian small mammals from the Siwaliks of Northern Pakistan ..... 267

*Petits mammifères du Vallésien inférieur provenant des Siwaliks du nord du Pakistan.*

J. Sudre, D. E. Russell, P. Louis et D. E. Savage. — Les Artiodactyles de l'Éocène inférieur d'Europe. (*Première partie*) ..... 281

*The Early Eocene Artiodactyls of Western Europe.* (1 st part)

*Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 4e sér., 5, 1983,
section C, nº 3 : 267-280.

# Early Vallesian small mammals from the Siwaliks of Northern Pakistan

par Iqbal U. Cheema, Sevket Sen and Lawrence J. Flynn

**Abstract.** — The small mammal fauna from a single locality near Jalalpur contains nine species of five rodent families. The murids are represented by two forms, *Karnimata* n. sp. and *Progonomys* n. sp., considered primitive with respect to *K. darwini* and *P. debruijni* from late Vallesian of Siwaliks. This gives further support to the theory that two lineages separated early in murid evolution. The rhizomyid of this locality, *Kanisamys* sp., is advanced in morphology but about as small as *K. indicus*. Among Cricetidae two species of *Democricetodon* show affinities with Middle Miocene species. Two other cricetids, *Myocricetodon* sp. and *Dakkamys* sp., resemble to the Middle Miocene species from North Africa. The Sciurids (cf. *Eutamias urindis*) and the Ctenodactylids (cf. *Sayimys* sp.) are poorly represented in this fauna. An Early Vallesian age is assigned to this locality. The high diversity of the fauna suggests that migration was possible between the Indo-Pak subcontinent and Africa through Arabia during the Middle Miocene.

**Résumé.** — La faune de petits Mammifères provenant d'un gisement près de Jalalpur, au nord du Pakistan, renferme neuf espèces de Rongeurs. Les Muridae sont représentés par deux espèces (*Karnimata* n. sp. et *Progonomys* n. sp.) plus primitives que *K. darwini* et *P. debruijni* du Vallésien des Siwaliks. Ces données vont dans le sens de l'hypothèse selon laquelle deux lignées évolutives seraient séparées assez tôt dans l'histoire de ce groupe. Le Rhizomyidé de Jalalpur, *Kanisamys* sp., est d'une taille proche de celle de *K. indicus* mais d'une morphologie plus évoluée. Parmi les Cricetidae, deux espèces de *Democricetodon* ont beaucoup d'affinités avec les espèces du Miocène moyen. Les deux autres Cricetidae, *Myocricetodon* sp. et *Dakkamys* sp., ressemblent aux espèces du Miocène moyen d'Afrique du Nord. Les Sciuridae (cf. *Eutamias urindis*) et les Ctenodactylidae (cf. *Sayimys* sp.) ne sont représentés dans cette faune que par un matériel très réduit. Le gisement de Jalalpur pourrait être d'âge vallésien inférieur. La grande diversité de cette faune et ses ressemblances avec les formes africaines confirment l'existence des voies d'échange entre l'Afrique et le sous-continent indopakistanais durant le Miocène moyen.

I. U. Cheema, *Pakistan Museum of Natural History, Islamabad, Pakistan.*
S. Sen, *Centre des Faibles Radioactivités, CNRS, 91190 Gif-sur-Yvette, France.*
L. J. Flynn, *Department of Geosciences, University of Arizona, Tucson, Arizona 85721, USA.*

## Introduction

The rodent material described in this paper was collected about 2 km north-east of Jalalpur village in 1982 (fig. 1). Sediments at the area generally comprise silt or sandy silt units of orange colour alternating with more or less persistent whitish or greyish sand units. In most respects Neogene rock units in the Jalalpur area closely resemble their stratotypes in the central Potwar Plateau but there is however some uncertainty in the identification of the Jalalpur Chinji and Nagri Formations as the deposits show significant

lateral variation in thickness and lithology, often over quite short distances. Therefore at this stage it is difficult to place this locality at a certain stratigraphic level. Detailed mapping and section measurement in this area will be completed within the next two years. The medium to fine grained sandstone at the locality yielded some fish remains as well as crocodile teeth. In the material there are two indeterminate Insectivora (large and small) and fragments of ctenodactylid molars (cf. *Sayimys*). The specimens utilized in this study were collected almost exclusively by screening. Fossiliferous sediment was treated with acetic acid and was screened through tandem boxes. Specimens are isolated molar teeth.

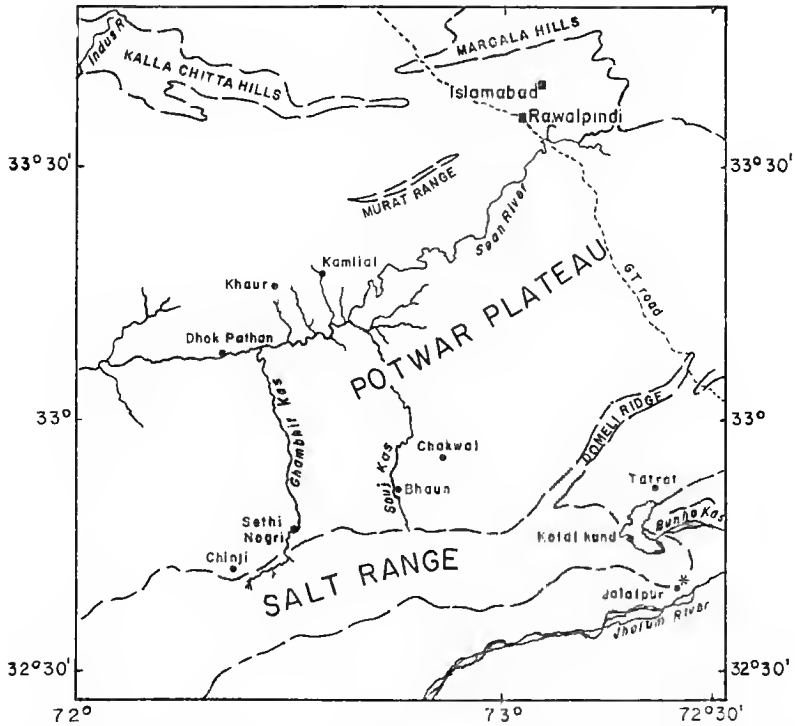


Fig. 1. — Sketch map of the Jalapur area showing the position of locality indicated by a star.

Measurements were made with a Wild M5 microscope. All length and width measurements are maximum dimensions. Most of the species described below are poorly represented giving incomplete determinations. In the future more sediment will be washed to improve more samples.

The material is stored under the catalogue n° Jal-101 in the Earth Sciences Division of the Pakistan Museum of Natural History, Islamabad. The casts of the material are included in the collections of the Institut de Paléontologie du Muséum, Paris.

## SYSTEMATICS

### Family Muridae Gray, 1821

In the Jalalpur material two forms (*Karnimata* and *Progonomys*) can be separated on the basis of morphology of $M^1$, $M^3$, $M_1$ and $M_3$. The other molars are variable in size and shape and cannot be separated ; they are described independantly. The terminology is that illustrated by Michaux (1971).

### **Karminata** n. sp.
(Fig. 2)

Material and measurements : 1 $M^1$ (1.90 × 1.12), 1 $M^3$ (1.00 × 0.88), 2 $M_1$ (1.56 × 0.96, 1.56 × 0.96), 1 $M_3$ (1.08 × 0.88).

Description

*$M^1$* : $M^1$ comprises three chevrons. The cusps on each chevron are low, rounded and distinct. The t1 is slightly posterior to t2 and t3. The t3 is closely appressed to t2. The t4 is at the same level as the t6. There is no t7. The t6 and t9 are somewhat closer together. The posterior cingulum is distinct and low. There are three roots plus a small central rootlet as in *Karnimata darwini*.

*$M^3$* : The t1 is strongly connected to t5, while t3 is very small. $M^3$ has one major chevron comprising t4, t5 and t6. The t4 is at the same level as the t6. The t8 has low connection with t4 and t6. The t9 is absent. $M^3$ has three roots.

*$M_1$* : The cusps are large and inclined slightly anteriorly. The four anterior cusps are connected by a mure which is slightly lingual. No central mure exists between the medium and posterior chevrons. The posterior cingulum is a compressed oval. The medial anteroconid is not present. The labial cingulum is strong with only the C4 and C1 being developed. C2 is distinct on one $M_1$.

*$M_3$* : $M_3$ does not have a well developed tE. The posterior chevron is very elongated laterally. It does not appear triangular in occlusal outline. Two roots.

### **Progonomys** n. sp.
(Fig. 2)

Material and measurements : 2 $M^1$ (2.00 × 1.16, 2.04 × 1.28), 2 $M_3$ (0.96 × 0.84, 0.96 × 0.84).

Description

*$M^1$* : $M^1$ is elongated in occlusal outline. It is low crowned but the cusps are high and well inclined posteriorly. The t1 is strongly posterior to the t2. The t3 and t4 are small.

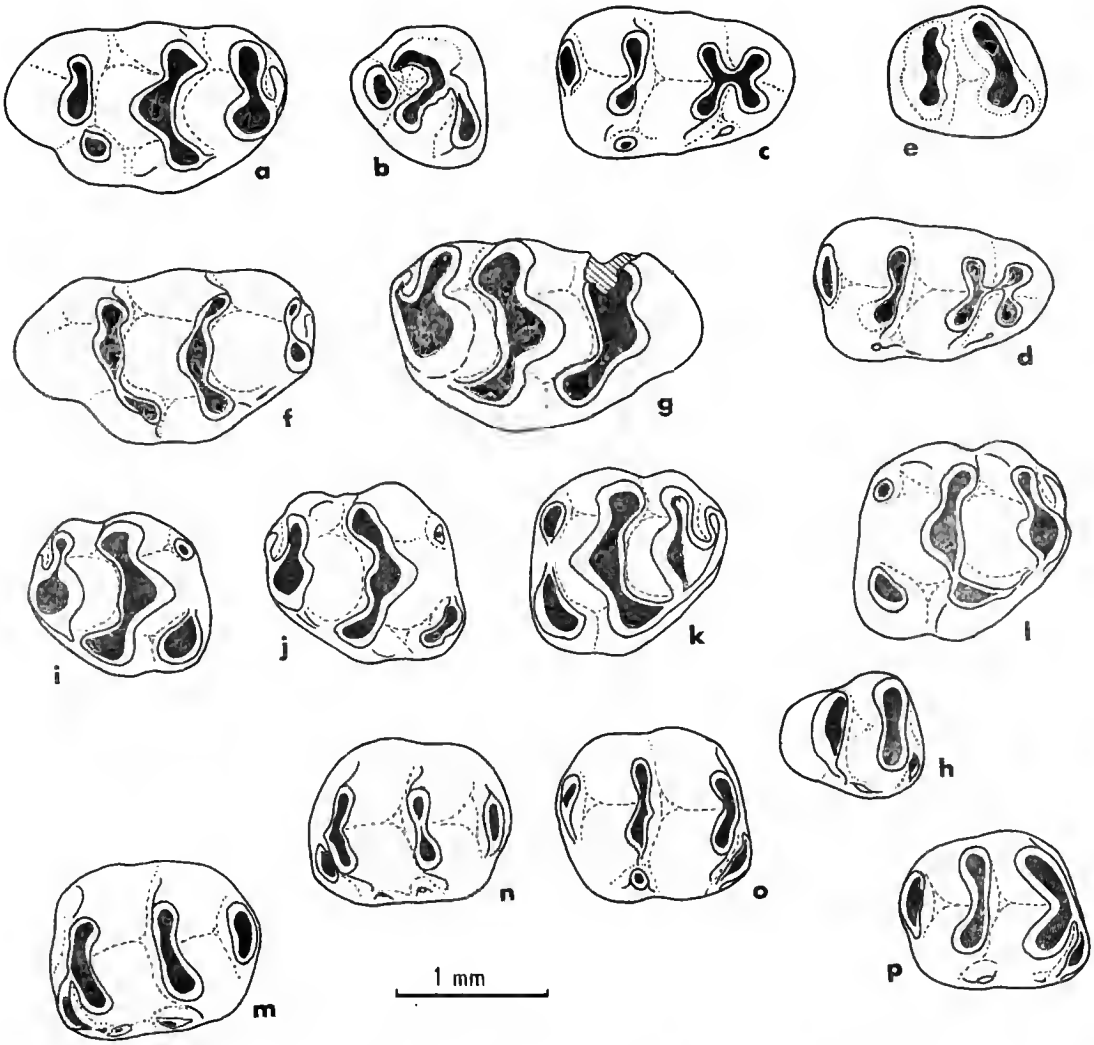


Fig. 2. — a-e : *Karnimata* n. sp. : a, $M^1$ sin. ; b, $M^3$ dext. ; c, $M_1$ dext. ; d, $M_1$ dext. ; e, $M_3$ dext. — f-h : *Progonomys* n. sp. : f, $M^1$ sin. ; g, $M^1$ dext. ; h, $M_2$ dext. — i-p : Material unseparated : i, $M^2$ dext. ; j, $M^2$ dext. ; k, $M^2$ sin. ; l, $M^3$ sin. ; m, $M_2$ sin. ; n, $M_2$ sin. ; o, $M_2$ dext. ; p, $M_2$ dext.

On the second chevron t4 is slightly posterior to t6. The posterior cingulum is a low short crest joined to the t8. The t9 and t6 are well separated but a low crest exists between t4 and t8. Three roots.

*$M_3$* : The tE is strongly connected to the first chevron. $M_3$ is small in size and one of the two specimens possesses a cingular margin. $M_3$ is triangular in occlusal outline. Two roots.

### Material unseparated
(Fig. 2)

Material and measurements : 9 $M^2$ (1.24 × 1.20, 1.40 × 1.28, 1.24 × 1.12, 1.32 × 1.16, 1.36 × 1.16, 1.32 × 1.16, 1.20 × 1.04, 1.28 × 1.16, 1.36 × 1.20).
12 $M_2$ (1.32 × 1.12, 1.28 × 1.08, 1.40 × 1.08, 1.32 × 1.00, 1.32 × 1.04, 1.28 × 1.08, 1.24 × 1.00, 1.16 × 1.00, 1.20 × 1.04, 1.20 × 1.00, 1.32 × 1.12, 1.32 × 1.12).

#### Description

*$M^2$* : The cusps are strongly inclined except t1 and t3 and are higher in early wear. On some specimens t1 is a prominent isolated cusps, oval in shape. The t3 is generally small. On one specimen t4 is strongly posterior to t5 and t6 and with wear it lies near to t8. On another specimen t6 is posterior to t4 and t5 and lies near to t9. On all specimens the first and the second chevron are connected lingually by a low ridge from t4 to t8. Posterior cingulum is well distinguished in all the specimens. Three roots.

*$M_2$* : These specimens are variable in size and in occlusal pattern, cusps are high and conical in early wear. The small crescentic tE is well connected with tC. C1 is developed on seven specimens while C2 is developed on 5 specimens. On two specimens, a weak medial mure projects anteriorly from the juncture of the tA and tB. Two roots.

#### Discussion

A direct comparison of the Jalalpur murids with the species described by Jacobs (1978) from the locality YGSP 182 A of Siwaliks shows that the Jalalpur forms belong to the same genera (*Karnimata* and *Progonomys*), but not to the same species.

The *Karnimata* of Jalalpur differs from *K. darwini* by its small size, a large t3 relative to t2 in $M^1$, lower crown and cusps more rounded and weakly connected. This form cannot be included in any species of *Karnimata* and the material is not sufficient to describe a new species. The structure of $M^1$ and $M_1$ suggests that *Karnimata* n. sp. is more primitive than *K. darwini*. If *Karnimata* n. sp. were ancestral to *K. darwini*, the evolution of this lineage would include increase in size. Later *Karnimata* had a more complex history. *K. huxleyi* decreased in size relative to *K. darwini* (Jacobs, 1978), while *Karnimata* in Afghanistan increased in size relative to *K. darwini* (Sen, 1983).

*Progonomys* n. sp. ($M^1$ 2.00 × 1.16) is bigger than *Progonomys debruijni* whose average length and width is 1.66 × 1.02 (Jacobs, 1978). The t1 and t4 are more compressed and more posterior in position in *P. debruijni*. This species possesses the cusps somewhat more vertical so that the valleys are narrower than in *Progonomys* n. sp. *Progonomys* n. sp. is almost the same size as *P. cathalai* but is distinct from this species in having the t1 and t4 less compressed and more anterior in position. Cusps are more vertical in *P. cathalai* and much larger in *P. debruijni* (fig. 3).

*Progonomys* n. sp. helps to define two lineages of evolution in *Progonomys*. *Progonomys* n. sp. and *P. debruijni* represent a lineage in Pakistan that is distinct from that of Europe and northern Africa. *Progonomys* n. sp. is very similar to *P. cathalai* in size and cusp morphology but is derived in greater inclination of cusps and compression of t1 and t4.

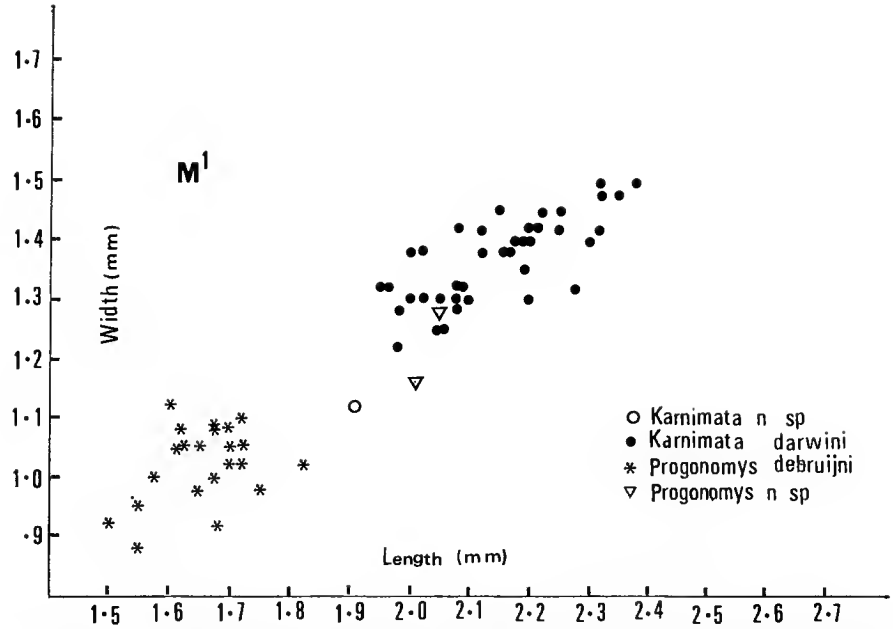


Fig. 3. — Scatter diagram showing length and width of $M^1$ of Jalalpur and YGSP 182 A murids from the Vallesian of Pakistan.

*Progonomys* n. sp. is primitive with respect to *P. debruijni* in having low cusps, less compressed t1 and t4 and t1 and t4 positioned more anteriorly. If as we interpret, *Progonomys* n. sp. were ancestral to *P. debruijni*, this Pakistan lineage would evidence decrease in size through time. However, sample sizes are small. This phenomenon would tend to support the hypothesis of Jacobs (1978) that *P. debruijni* was in the ancestory of *Mus*, a phylogeny that would require decrease in size.

## Family Rhizomyidae Miller & Gidley, 1918

### **Kanisamys** sp.
(Fig. 4)

Description

Among the rhizomyid material are several molar fragments and a complete $M_2$ that appear to pertain to the same species. Of the molar fragments, one is a posterolabial fragment probably of $M^2$, lacking a metaloph but with a strong posteroloph. Maximum height of crown observed among upper molar fragments, all worn, is 2 mm.

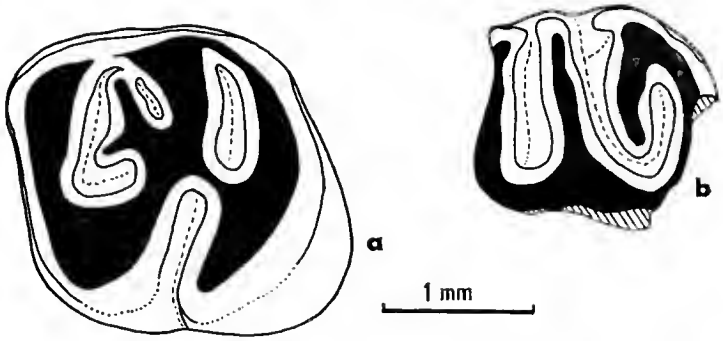


Fig. 4. — *Kanisamys* sp. : a, $M_2$ sin. ; b, $M^2$ sin.

The morphology of $M_2$ (2.08 × 2.24) is like that described for $M_2$ of *Kanisamys* by Jacobs (1978) or Flynn (1982). The labial reentrant reaches nearly to the midline of $M_2$ and terminates above the base of the crown. $M_2$ is moderately worn and the anterolophid is fused to the metalophid. There are large anterior and posterior transverse enamel lakes and a narrow shallow lake between the mesolophid and the hypolophid. The mesolophid terminates short of the lingual side and bears an anteriorly directed spur near its base. The mesolophid is situated close to the hypolophid.

Discussion

The material is far too fragmentary to be diagnostic. Size of *Kanisamys* sp. is close to that cited by Flynn for *K. indicus*. Morphologically $M_2$ appears to be advanced over $M_2$ of *K. indicus* or *K. potwarensis* from the Chinji level. $M_2$ of *Kanisamys* sp. lacks a labial arm of the anterolophid which persists until advanced wear in *K. indicus*. Also the mesolophid appears to be relatively closer to the hypolophid than in *K. indicus* although this trait is variable. *Kanisamys* sp. is not as large or high crowned as *Kanisamys nagrii*. The material is not sufficient for a specific determination or to evaluate its phyletic relationship.

Family Cricetidae Rochebrune, 1883

Subfamily Cricetinae Stehlin and Schaub, 1951

**Democricetodon** cf. **kohatensis** Wessels *et al.*, 1982

(Fig. 5)

Material and measurements : $M^1$ (1.80 × 1.16), 2 $M^2$ (1.16 × 1.24, 1.20 × 1.16), $M^3$ (1.20 × 1.28), 2 $M_1$ (1.56 × 1.08, 1.52 × 1.08).

Description

*M*¹ : The anterocone is not divided. It is connected to the protocone by a low ridge. The mesoloph is short. The mure is continuous.

*M*² : The anteroloph is complete on the anterior margin of the tooth. The mesoloph is short. The posterior cingulum is well separated from the metacone. The external sinus is closed by a lower cingulum.

*M*³ : The anteroloph is complete as in M². The posterior part of the tooth is reduced. The mesoloph is more developed than in M². Three roots.

*M*₁ : The anteroconid is simple and low. It is connected to metaconid by a short anterolophid. The mure is complete. The mesolophid exists but is short.

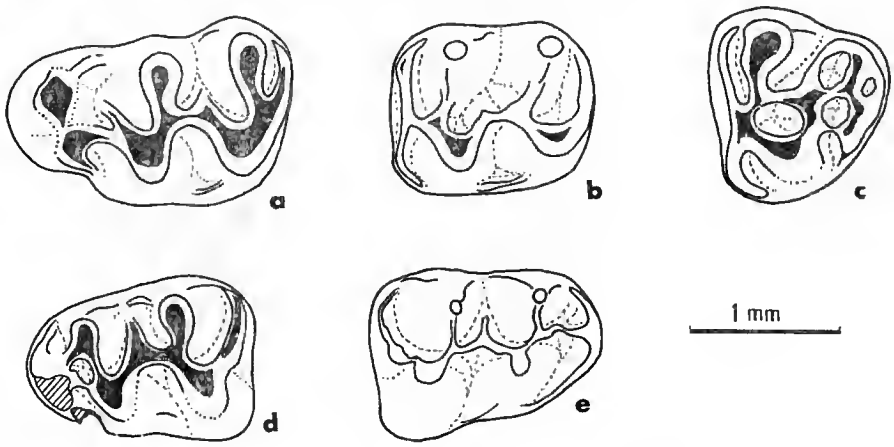


Fig. 5. — *Democricetodon* cf. *kohatensis* : a, $M^1$ sin. ; b, $M^2$ sin. ; c, $M^3$ sin. ; d, $M_1$ sin. ; e, $M_1$ dext.

Discussion

A new species of *Democricetodon* was described by Wessels *et al.*, 1982, from the Chinji formation of Banda Daud Shah. The type of this species is $M_1$. The measurements given by these authors show great variability between the $M^1$ and $M_1$. After study of the Jalalpur material it appears that two species of *Democricetodon* exist, different in morphology and size. It seems that two different species of *Democricetodon* also exist in the Banda Daud Shah fauna.

*Democricetodon* cf. *kohatensis* is proportionally smaller in size than the *D. kohatensis* ($M_1$ : 1.70 × 1.20). Anteroconid in the $M_1$ is simple, low and it is connected to metaconid by a short anterolophid. The mesolophid exists but is short. On the $M_1$ of *D. kohatensis*, the lingual branch of the anterolophid is short but the labial branch is always long and the length of the mesolophid shows great variation. *D.* cf. *kohatensis* is again very small in size than the *D.* cf. *gaillardi* of Jalalpur.

**Democricetodon** cf. **gaillardi** (Schaub, 1925)
(Fig. 6)

Material and measurements : 2 $M^1$ (2.48 × 1.60, 2.28 × 1.40), 2 $M^2$ (1.80 × 1.56, 1.56 × 1.52), 2 $M^3$ (1.40 × 1.44, 1.16 × 1.24), $M_1$ (1.96 × 1.24), $M_2$ (1.64 × 1.56), $M_3$ (1.64 × 1.40).

Description

*$M^1$* : The anterocone is very much elongated and bears two cusps. The anteroloph is well developed. The anterior arm of the protocone is connected to the lingual part of the anterocone. The protolophule and the metalophule are short. The mesoloph does not reach the labial edge of the occlusal surface. Three roots.

*$M^2$* : The labial branch of the anteroloph is low and meets the base of the paracone. The lingual branch is also low and ends at the base of the protocone. Mesoloph is well developed and extends to the posterior margin of the paracone. The metalophule is connected to the anterior part of the hypocone. Three roots.

*$M^3$* : The occlusal surface of the $M^3$ is triangular. The labial branch of the anteroloph meets the paracone. Hypocone is small and is connected to the paracone. Three roots.

*$M_1$* : The anteroconid is slightly low as compared to the main cusps in the specimen. It is connected to the anterolingual top of the metaconid. The labial branch of the antero-

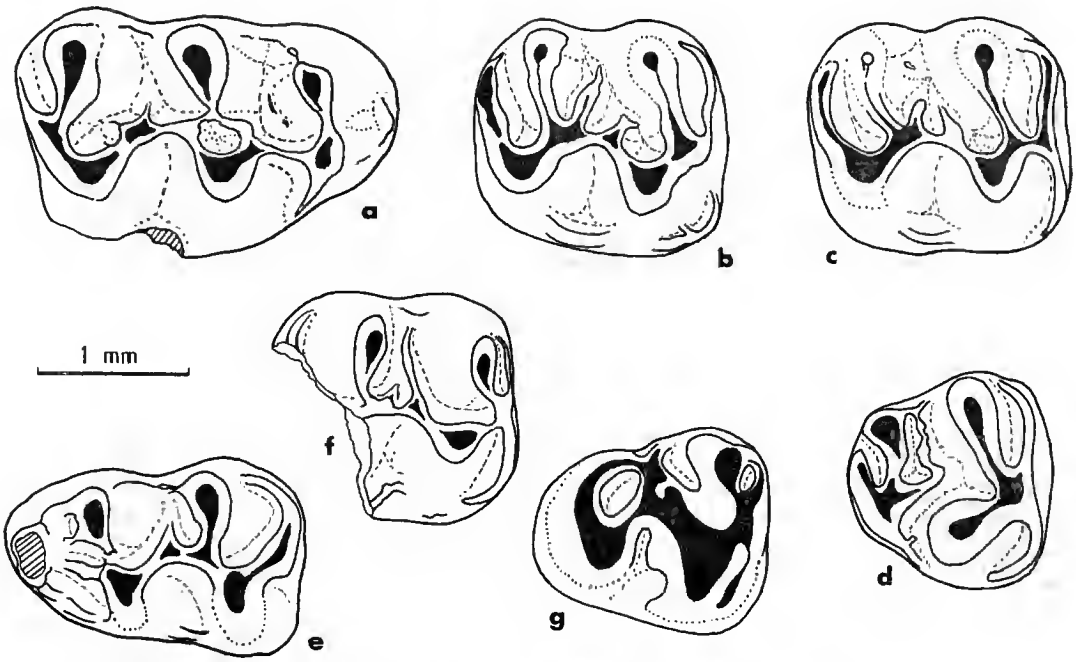


Fig. 6. — *Democricetodon* cf. *gaillardi* : a, $M^1$ dext. ; b, $M^2$ dext. ; c, $M^2$ dext. ; d, $M^3$ dext. ; e, $M_1$ sin. ; f, $M_2$ dext. ; g, $M_3$ dext.

lophid is low. Metalophulid is not present. The anterior arm of the protoconid which is a small spur-like ridge does not contact the anteroconid. The mesolophid does not reach the lingual edge of the occlusal surface. The posterolophid is well developed. Two roots.

$M_2$ : The protoconid and metaconid are connected with the low ridge to the anterolophid. The mesolophid is more developed than in $M_1$. Two roots.

$M_3$ : A very worn tooth shows the same pattern as of $M_2$. As the posterior part of the tooth is reduced, entoconid does not exist.

### Discussion

In the Jalalpur fauna, two species can be easily distinguished by size and morphology. This species is considerably bigger than *D.* cf. *kohatensis* whose anterocone of $M^1$ is not divided as in *D.* cf. *gaillardi*. The $M^1$ illustrated by Wessels *et al.*, 1982, pl. 1, fig. 3, is very close to *D.* cf. *gaillardi* of Jalalpur. It appears that two species also exist in that Chinji fauna. Between the *Democricetodon* species of Western Europe, *D. gaillardi* is more close to the Jalalpur species but it differs from the Jalalpur species by its small size and well developed mesoloph and mesolophid. In the Jalalpur form the protocone of $M^1$ has two equal branches connecting to paraecone and the $M^2$ possesses two mesolophs. The $M^3$ of *Democricetodon* cf. *gaillardi* is more reduced than the $M^3$ of *D. gaillardi*. The $M_1$ proportionally is larger than the *D. gaillardi* in size.

## Subfamily Myocricetodontinae Lavocat, 1961

### **Dakkamys** sp.
(Fig. 7)

Material and measurements : $M_1$ (2.24 × 1.36).

### Description

The cusps are inclined strongly anteriorly but the anteroconid is vertical. This cusp is as high as protoconid. A small cusp exists at the lateral end of the anteroconid and a low ridge on the lingual part. The anterolophid is very short. The metaconid possesses an anterometalophid. The mure is low. The main cusps are strongly alternate. No mesolophid is evident. The posterolophid is an independant low cusp. The external sinus is oblique and closed by a cingulum crest.

### Discussion

*Dakkamys* is only reported from Beni Mellal (Marocco) and from the Chinji Formation of Banda Daud Shah, Pakistan. The main difference observed between the Jalalpur and Beni Mellal forms are :

1) in Beni Mellal form the anterolophid is long ;
2) the posterolophid is not a well developed cusp as in the Jalalpur form.

*Dakkamys* sp. of Jalalpur also differs from *Dakkamys* sp. described by Wessels *et al.*, (1982) by its bigger size.

**Myocricetodon** sp.
(Fig. 7)

Material and measurements : 1 $M^2$ (1.10 × 0.92), 2 $M_2$ (1.04 × 0.88, 1.04 × 0.96).

Description

$M^2$ : The main cusps are inclined posteriorly. A small cusp is developed on the antero-external margin of the tooth. The metacone and the hypocone are strongly connected and constitute a single cusp. An accessory cusp in the internal valley is developed. Two roots.

$M_2$ : The external cusps are strongly backward. There exists a low anteroexternal cusp and a trace of posterior cingulum. There is no mure visible. Two roots.

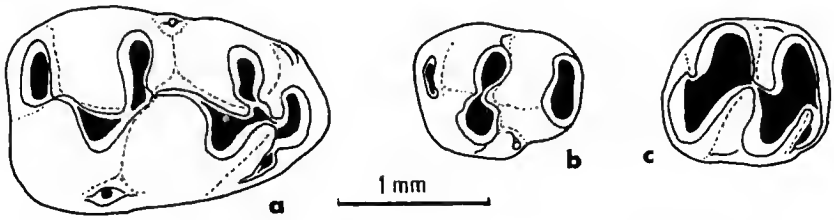


Fig. 7. — a : *Dakkamys* sp., $M_1$ dext. — b-c : *Myocricetodon* sp. : b, $M^2$ sin. ; c, $M_2$ dext.

Discussion

The material of Jalalpur does not contain the first molars on which are observed the major characters of the genus and its species. The morphology of the second molars is quite similar to that of *Myocricetodon*. Their size seems intermediate between the two species (*M. cherifiensis* and *M. parvus*) of Beni Mellal in Morocco (Jaeger, 1977). In the Jalalpur form the cusps are more inclined posteriorly than in the Beni Mellal species.

Family Sciuridae Gray, 1891

cf. **Eutamias urialis** Munthe, 1980
(Fig. 8)

Material and measurements : $M^1$ (1.88 × 1.48), $M_1$ (1.64 × 1.68), 2 $M_3$ (1.80 × 2.04, 1.60 × 1.52).

Description

$M^1$ : The protocone is higher than other cusps but the hypocone is very small and strongly connected to the protocone. The anteroloph is low and extends until the labial margin of the tooth. The posteroloph is small. The metaconule is as big as the metacone.

$M_1$ : The protoconid, hypoconid and the metaconid are well developed but the entoconid is a high crest connected to metaconid and hypoconid. The posterolophid is very small and it looks like a fossa between the anterolophid and protoconid. No mesoconid exists. Four roots.

$M_3$ : This material contains two $M_3$ very different in size and morphology. The big one possesses three main cusps and the entoconid as a ridge but the hypoconid is very near to the protoconid and the very narrow internal valley lacks a mesoconid. On the small $M_3$ this valley is large and there exists a small mesoconid. This $M_3$ is proportionally more elongated than the big one.

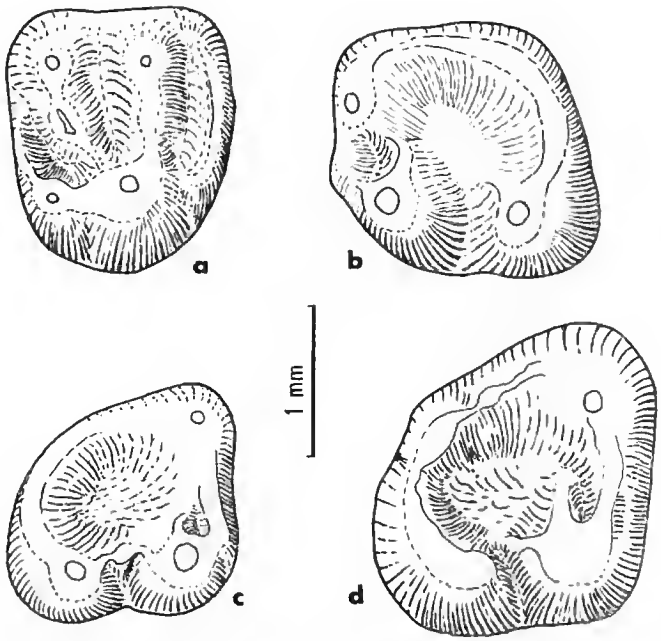


Fig. 8. — cf. *Eutamias urialis* : a, $M^1$ dext. ; b, $M_1$ sin. ; c, $M_3$ dext. ; d, $M_3$ dext.

## Discussion

The sample of five teeth appears to represent two species based on size. One lower molar is large with more bulbous cusps than the other teeth. Significant features on lower molars include lack of mesoconids and mesostylids except for a small mesoconid on $M_3$. These features are shared by the sample of Daud Khel named *Eutamias urialis* by Munthe (1980) and the majority of the specimens from the deposits of the Potwar Plateau. These later collections are under study by Flynn, Jacobs and Mein, and provide insight to association of upper and lower teeth. Specimens referred to by Wessels *et al.* (1982) as " Sciurinae indet. " and " *Tamias* cf. *urialis* " seem to represent this same group of closely related species that are the most common squirrels in middle and upper Miocene deposits of the Potwar Plateau.

## Conclusions

Following this preliminary study, the faunal list of the Jalalpur locality can be given as :

Insectivora indet. : I and II
Ctenodactylidae : cf. *Sayimys* sp.
Muridae : *Karnimata* n. sp., *Progonomys* n. sp.
Cricetidae : *Democricetodon* cf. *kohatensis* Wessels *et al.*, 1982, *D.* cf. *gaillardi* (Schaub, 1925), *Dakkamys* sp., *Myocricetodon* sp.
Rhizomyidae : *Kanisamys* sp.
Sciuridae : cf. *Eutamias urialis* Munthe, 1980.

Most of the determinations are incomplete because of the poor material. In the future more material will be collected in order to determine the nature of the species involved. A faunal comparison is difficult because of the very incomplete small mammal faunal record reported previously from the Siwalik collections at this particular stratigraphic level.

Jalalpur fauna is of particular significance by its elements. It contains the murids (*Karnimata* and *Progonomys*) which seem more primitive than the YGSP 182 fauna described by Jacobs (1978). Most of the other forms (*Democricetodon*, *Dakkamys*, *Myocricetodon*, *Eutamias*), show affinities with the middle Miocene forms, rather than the upper Miocene forms. The *Kanisamys* of Jalalpur seems more evoluated than those of Chinji. The squirrels of Jalalpur are close to the species described by Munthe (1980) from the middle Miocene of Daud Khel. In conclusion, an early Vallesian age can be provisionally assigned to this fauna. The presence of *Myocricetodon* and *Dakkamys* indicates some continental relationship between the Indo-Pak subcontinent plate and North Africa. We know that the African forms appear in the Siwaliks at the Chinji level (Wessels *et al.*, 1982). But other forms of this fauna are close to European species (two species of *Democricetodon*). Their arrival date in this subcontinent is probably at the same time as the African forms. These results suppose faunal exchange between the paleogeographic provinces to the south of the Alpine belt during the middle Miocene.

The rarity of this material does not permit reconstruction of the faunal environment.

**Acknowledgments**

We are most grateful to Dr. M. D. Shami, Chairman, Pakistan Science Foundation, and the Director General, Pakistan Museum of Natural History, Dr Riaz Ali Shah, for their cooperation and support. We will greatly acknowledge Pr. Philippe Taquet, Director, for providing us the facilities at the Institut de Paléontologie, Muséum national d'Histoire naturelle, Paris ; we would also thank O. Poncy for typing the manuscript. Special thanks go to Dr. S. M. Ibrahim Shah, Director, Geological Survey of Pakistan. Dr. Hans de Bruijn and Dr. J. J. Jaeger provided valuable suggestions and read portions of this manuscript. Driver Abdul Aziz has been of great help in completing the field work. The field work was supported by the funds provided by the Pakistan Science Foundation.

## REFERENCES


FLYNN, L. J., 1982. — Systematic revision of Siwalik Rhizomyidae (Rodentia). *Geobios*, Lyon, **15** (3) : 327-389, 28 fig., 13 tabl., 4 pl.

FLYNN, L. J., and L. L. JACOBS, 1981. — Effects of changing environments on Siwalik rodent faunas of Northern Pakistan. *Palaeogeogr., Palaeoclim., Palaeoecol.*, Amsterdam, **38** : 129-138.

JACOBS, L. L., 1978. — Fossil rodents (Rhizomyidae and Muridae) from Neogene Siwalik deposits, Pakistan. *Bull. Mus. nth. Ariz.*, Flagstaff, **52** : 1-95, 37 fig., 22 tabl.

JAEGER, J. J., 1977 *a*. — Les Rongeurs du Miocène moyen et supérieur du Maghreb. *Palaeovertebrata*, Montpellier, **8** (1) : 1-166, 33 fig., 7 pl.

— 1977 *b*. — Les Rongeurs (Mammalia, Rodentia) du Miocène de Beni-Mellal. *Palaeovertebrata*, Montpellier, **7** (4) : 91-125, 10 fig., 2 pl.

MICHAUX, J., 1971. — Muridae (Rodentia) néogènes d'Europe sub-occidentale. Évolution et rapports avec les formes actuelles. *Paléobiol. cont.*, Montpellier, **2** (1) : 1-68, 8 fig., 12 pl., 16 tabl.

MUNTHE, J., 1980. — Rodents of the Miocene Daud Khel fauna, Mianwali Distr., Pakistan. Part I. Sciuridae, Gliridae, Ctenodactylidae and Rhizomyidae. *Milwaukee public Mus.*, **34** : 1-36, 9 fig.

SEN, S., 1983. — Rongeurs et Lagomorphes du gisement pliocène de Pul-e Charkhi, bassin de Kabul, Afghanistan. *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 4e sér., **5**, sect. C, (1) : 33-74.

WESSELS, W., H. DE BRUIJN, S. T. HUSSAIN and J.J. M. LEINDERS, 1982. — Fossil rodents from the Chinji Formation Banda Daud Shah, Kohat, Pakistan. *Proc. K. ned. Akad. Wet.*, Amsterdam, ser. B, **85** (3) : 337-364, 4 pl.

*Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 4e sér., 5, 1983,
section C, nº 3 : 281-333.

# Les Artiodactyles de l'Éocène inférieur d'Europe

## *(Première partie)*

par J. Sudre, D. E. Russell, P. Louis et D. E. Savage

**Résumé.** — Ce travail consacré à l'étude des Artiodactyles de l'Éocène inférieur d'Europe occidentale témoigne de la remarquable diversité du groupe ; aux deux genres de Dichobunidés déjà connus, *Diacodexis* et *Protodichobune*, s'ajoutent maintenant deux formes de la même famille, *Bunophorus* et *Aumelasia*, ainsi que le genre *Cuisitherium* n. g. qui est un Dacrytheriidé.

— *Diacodexis*, représenté dès la base du Sparnacien par des formes plus primitives (*D. gazini* de Rians) que les premiers *Diacodexis* nord-américains (du début du Wasatch), paraît être d'origine eurasiatique. Évoluant suivant plusieurs lignées — la plus clairement établie étant celle matérialisée par les stades *Diacodexis* sp. (de Dormaal), *D. varleti* n. sp. (de Condé-en-Brie), *D.* cf. *varleti* (de Sézanne-Broyes, de Saint-Agnan, de Grauves, etc.) — ce genre *Diacodexis* est à l'origine du genre lutétien *Messelobunodon* (du Geiseltal et de Messel).

— *Protodichobune*, genre monospécifique (*P. oweni*) issu d'un *Diacodexis* autochtone, et qui caractérise la partie plutôt supérieure du Cuisien (puisque *P. oweni* est identifié à Saint-Agnan, Grauves, Cuis, Chavot, Monthelon, Mancy, Mas de Gimel), est très probablement à l'origine des Cebochoeridae.

— *Aumelasia*, issu de *Protodichobune* durant le Cuisien supérieur (*A. menieli* n. sp. de Mancy, Grauves, Mont-Bernon, Monthelon), se poursuit jusqu'au Lutétien terminal (*A. gabineaudi* d'Aumelas).

— Le genre nord-américain *Bunophorus* est pour la première fois identifié dans le Sparnacien supérieur d'Europe avec l'espèce *B. cappettai* n. sp. de Mutigny et de Pourcy. Cette espèce de *Bunophorus* pourrait être apparentée au genre Lutétien *Buxobune*.

— Le genre *Cuisitherium* n. g. (espèce-type *C. lyddekeri* = *Protodichobune lyddekeri* Lemoine) est un Dacrytheriidé commun dans les gisements du Cuisien supérieur. La présence de *Cuisitherium* dans le Cuisien basal (*Cuisitherium* sp. d'Avenay) témoigne de l'origine très précoce de cette famille strictement européenne.

Les problèmes systématiques abordés nous ont amenés à restructurer les différentes unités sous-familiales au sein de la famille des Dichobunidae.

Cette étude, au cours de laquelle ont été rediscutés certains taxons de l'Éocène nord-américain et du Sud-Est asiatique, permet de montrer qu'à partir d'un type diacodexide primitif les Artiodactyles ont évolué indépendamment, à partir de l'Éocène inférieur, en Amérique du Nord et en Europe (et peut-être aussi en Asie du Sud-Est).

**Abstract.** — The study of the early Eocene Artiodactyls of Western Europe shows a remarkable diversity within the group ; *Cuisitherium* n. gen., a Dacrytheriid, as well as two Dichobunid genera, *Bunophorus* and *Aumelasia*, can be added to the two members of the latter family already known.

— *Diacodexis* is represented at the base of the Sparnacian by forms that are more primitive (*D. gazini* from Rians) than the first members (from the early Wasatch) of this genus in North America ; it seems to be of Eurasiatic origin. *Diacodexis* evolved along several lines : that which is the most clearly established follows the stages of *Diacodexis* sp. (from Dormaal), *D. varleti* n. sp.

(from Condé-en-Brie) and *D.* cf. *varleti* (from Sézanne-Broyes, Saint-Agnan, Grauves, etc.) ; it also gave rise to the Lutetian genus *Messelobunodon* (from Geiseltal and Messel).

— *Protodichobune*, a monospecific genus (*P. oweni*) derived from an autochtonous *Diacodexis*, characterizes the later part of the Cuisian, having been found at Saint-Agnan, Grauves, Cuis, Chavot, Monthelon, Mancy, and Mas de Gimel ; it very probably gave rise to the Cebochoeridae.

— *Aumelasia*, descended from *Protodichobune* during the late Cuisian (*A. menieli* n. sp. from Mancy, Grauves, Mont-Bernon, and Monthelon), is known until the end of the Lutetian (*A. gabineaudi* from Aumelas).

— The north american genus *Bunophorus* is identified for the first time in Europe with the late Sparnacian species *B. cappettai* n. sp. from Mutigny and Pourcy. This species of *Bunophorus* could be related to the Lutetian genus *Buxobune*.

— The genus *Cuisitherium* n. gen. (type species *C. lyddekeri* = *Protodichobune lyddekeri* Lemoine) is a Dacrytheriid common in the late Cuisian localities. Its presence at the base of the Cuisian (*Cuisitherium* sp. from Avenay) bears witness to the very early origin of this strictly european family.

The systematic problems dealt with have lead us to reconsider the different subfamily units within the Dichobunidae.

During the course of this study, certain taxa from the Eocene of North America and South-East Asia have been discussed ; this has permitted it to be shown that beginning with the early Eocene the Artiodactyls have evolved independently in North America, in Europe, and perhaps also in South-East Asia.

J. Sudre, *Laboratoire de Paléontologie des Vertébrés ÉPHÉ ; L.A. 327 ; USTL, place E. Bataillon, 34060 Montpellier cedex, France.*
D. E. Russell, *Institut de Paléontologie, Muséum national d'Histoire naturelle, 8, rue Buffon, 75005 Paris, France.*
P. Louis, *Chemin du Petit Guyencourt, Cormicy, 51220 Hermonville, France.*
D. E. Savage, *Museum of Paleontology, University of California, Berkeley, California 94720 USA.*

---

## *SOMMAIRE*

### *Première partie*

Introduction

Chronologie des gisements à Dichobunidae de l'Éocène inférieur
Systématique des Dichobunidae
Liste des abréviations

Étude Systématique

I. Famille Dichobunidae Gill, 1872
A. — Genre *Diacodexis* Cope, 1882
Les *Diacodexis* d'Europe
1. *Diacodexis gazini* Godinot, 1978
2. *Diacodexis* sp. de Dormaal
3. *Diacodexis varleti* n. sp.
4. *Diacodexis* cf. *varleti* n. sp.
5. *Diacodexis* de Kyson et Abbey Wood
6. *Diacodexis* des gisements éocènes d'Espagne

B. — Genre *Protodichobune* Lemoine, 1878
Historique

*Protodichobune oweni* Lemoine, 1878
C. — Genre *Aumelasia* Sudre, 1980
*Aumelasia menieli* n. sp.

*Deuxième partie* (in *Bulletin* 1983, C, nº 4)

D. — Genre *Bunophorus* Sinclair, 1914
*Bunophorus cappettai* n. sp.
E. — Les Dichobunidae d'Amérique du Nord et (?) d'Asie
Les Dichobunidae d'Amérique du Nord
Les Dichobunidae (?) d'Asie
II. Famille Dacrytheriidae Depéret, 1917
A. — Genre *Cuisitherium* nov.
1. *Cuisitherium lyddekeri* (Lemoine, 1891)
2. *Cuisitherium* sp.
B. — Origine de *Cuisitherium*
Conclusion
Remerciements
Références bibliographiques

## INTRODUCTION

Durant les dix dernières années, les mammifères de l'Éocène inférieur ont été l'objet de travaux considérables ; mais le groupe des Artiodactyles de cette époque reste pourtant très mal connu. Les renseignements disponibles concernaient, il y a quelques années encore, le matériel de la faune agéienne recueillie dans la région d'Épernay. Initialement, Lemoine avait créé deux espèces à partir de mandibules incomplètes trouvées dans la formation des Sables à Unios et Térédines : *Protodichobune oweni* (Lemoine, 1878 : 23, pl. III, fig. 6, 7 ; Lemoine, 1891 : 287, pl. XI, fig. 132) et *Protodichobune lyddekeri* (Lemoine, 1891 : 133).

Quelques années plus tard, Stehlin dans une discussion critique au sujet des Artiodactyles éocènes d'Europe considéra que les espèces précédentes étaient probablement valides et distingua un fragment mandibulaire trouvé à Monthelon sous le nom de *Protodichobune* sp. (Stehlin, 1906 : 608, fig. 93).

Teilhard, redécrivant le matériel constituant la faune agéienne, fut le premier à démontrer l'hétérogénéité de cette faune. Cet auteur était amené à distinguer une faune sparnacienne et une faune cuisienne, fixant ainsi l'âge du *Protodichobune* de la formation des Sables à Unios et Térédines. A ce genre *Protodichobune* n'appartiendrait, selon Teilhard, que l'espèce *P. oweni* (Teilhard de Chardin, 1916-1921 : 50, pl. III, fig. 28) ; n'ayant pas identifié dans les collections la mandibule type de *P. lyddekeri*, Teilhard considéra que cette espèce correspondait à une simple variété de *P. oweni* chez laquelle les molaires inférieures étaient dépourvues de stylides. Le type de *P. lyddekeri*, qui a bien été identifié dans les collections, montre qu'il s'agit d'une forme appartenant, non pas au groupe des Dichobunidés, mais à la famille des Dacrytheriidae.

En 1927, Teilhard signale aussi la présence probable du genre *Protodichobune* à Dormaal (*Protodichobune* sp. ; Teilhard, 1927 : 24, fig. 24 a). Il n'est pratiquement pas fait mention des Artiodactyles de l'Éocène inférieur d'Europe durant le demi-siècle qui suit, si ce n'est dans la publication de Stehlin consacrée à la faune des Sables à Térédines (Stehlin, 1940) ; selon cet auteur, cette faune comprendrait trois Artiodactyles : *Protodichobune* sp., *Dichobune* sp. et *Catodontherium* sp. (Stehlin *op. cit.*, p. 296).

Ce n'est qu'en 1968, à la suite de découvertes (ou redécouvertes) de sites fossilifères dans l'est du Bassin parisien, qu'a pu être présenté un état préliminaire de nos connaissances sur les faunes de mammifères de l'Éocène inférieur faisant mention du genre *Protodichobune*, et ce dès le Sparnacien (Russell, 1968). L'exploitation de ces sites a livré depuis lors une documentation abondante permettant de montrer que les Dichobunidés représentés dans les niveaux sparnaciens sont pour la plupart du genre *Diacodexis*. Autant que permet de l'apprécier le matériel disponible, *Protodichobune* semble être limité à la partie la plus élevée de l'Éocène inférieur. Était également cité comme Artiodactyle de l'Éocène inférieur, le genre *Microhyus* défini par Teilhard dans le gisement belge de Dormaal (*M. musculus* Teilhard, 1927 : 24, fig. 23). Il est maintenant établi que ce genre *Microhyus* est apparenté au Condylarthre *Louisina* (Russell, 1980).

La découverte, à peu près à la même époque, du gisement cuisien du Mas de Gimel permettait de recenser pour la première fois dans le Sud de la France le genre *Protodichobune* (*P.* aff. *oweni*) ainsi qu'un Artiodactyle d'affinité incertaine nommé alors *Rhagatherium* sp. (Hartenberger *et al.*, 1969).

En 1970, Van Valen, abordant la question de l'origine du groupe des Artiodactyles, considéra que la $M_3$ de Dormaal figurée par Teilhard sous le nom de ? *Protodichobune* sp. appartenait en fait à *Diacodexis*, genre jusqu'alors confiné au territoire nord-américain. Reconsidérant par ailleurs la validité de plusieurs taxons de l'Éocène inférieur, cet auteur proposa de mettre le genre américain *Hexacodus* créé par Gazin (Gazin, 1952 : 96) en synonymie avec le genre européen *Protodichobune*. Nous reviendrons sur ce dernier point, ces deux genres étant à notre avis distincts.

Au genre *Diacodexis* il convient d'assimiler le Dichobunidé cité à Sézanne-Broyes, Pourcy, Mutigny, Avenay et Condé-en-Brie sous le nom de « *Protodichobune* de petite taille » (plus petit que *P. oweni*, *in* Louis, 1970).

L'Artiodactyle signalé à Sézanne-Broyes et rapproché du genre lutétien *Tapirulus* (cf. *Tapirulus*, *in* Louis, *op. cit*) est en réalité identique au *Rhagatherium* sp. du Mas de Gimel. Cette forme, non décrite à ce jour et qui a récemment été l'objet d'observations, doit être rattachée à la famille des Dacrytheriidae (Sudre, 1978 : 103).

La présence du genre *Diacodexis* en Europe devait être définitivement confirmée grâce à la découverte faite par Godinot d'une nouvelle espèce (*Diacodexis gazini*) dans le gisement de Rians d'âge sparnacien inférieur (Godinot, 1978, 1981).

La disparité des formes étudiées, le peu de matériel généralement attribué, l'absence de descriptions ou comparaisons précises, l'incertitude des déterminations (excepté pour *Diacodexis gazini*) conduisaient à ne donner qu'une idée extrêmement vague de la diversité de ces formes. Il n'était pas possible en particulier d'établir quelles étaient les relations susceptibles d'exister entre les diverses formes présentes et les genres de l'Éocène inférieur nord-américain d'une part, et les familles lutétiennes d'Artiodactyles autochtones d'autre part.

L'étude du nouveau matériel voudrait apporter quelques éléments de réponse aux questions que l'on peut se poser à ce sujet.

## Chronologie des gisements à Dichobunidés de l'Éocène inférieur

Les gisements européens de l'Éocène inférieur (et moyen pour Corsa III) ayant livré des restes de Dichobunidés sont les suivants :

Belgique : Dormaal.
Angleterre du Sud : Kyson et Abbey Wood.
Espagne : Monderoda, Los Badies, La Roca ; Corsa III (Lutétien).
Portugal : Silveirinha.
France : Bassin parisien : Pourcy, Mutigny, Avenay, Condé-en-Brie, Saint-Agnan, Sézanne-Broyes, Grauves, Mancy, Monthelon, Mont-Bernon, Chavot, Cuis. — France méridionale : Rians, Mas de Gimel.

Si nombre de ces localités sont connues de longue date, la moitié d'entre elles ont été découvertes au cours des vingt dernières années.

Une ébauche de zonation de ces différents gisements (principalement du Bassin de Paris) avait été établie dans une courte mise au point consacrée à l'histoire des mammifères de l'Éocène inférieur (Russell, 1968). Les faunes de cet âge restent encore partiellement connues ; elles ont bien donné lieu à plusieurs travaux, principalement axés sur la systématique (Hippomorphes, Savage *et al.*, 1965 ; Cératomorphes, Savage *et al.*, 1966 ; Primates, Russell *et al.*, 1967 ; Carnivores, Rich, 1971 ; Chiroptères et Dermoptères, Russell *et al.*, 1973 ; Adapisoricidae, Russell *et al.*, 1975 ; Apatotheria, Russell *et al.*, 1979) mais aucune n'a été étudiée de façon exhaustive, excepté toutefois la faune sparnacienne de Rians (Godinot, 1981).

L'étude des rongeurs apportait tout de même de précieuses informations pour la chronologie des gisements de l'Éocène inférieur (Michaux, 1968 ; Louis, 1970 ; Hartenberger, 1971) : à la suite de ces travaux, les auteurs s'accordent maintenant à considérer que Dormaal, Mutigny et Avenay constituent trois niveaux repères successifs durant le Sparnacien (conclusions adoptées par le Symposium de Munich, 1975 ; Falbusch, 1976).

Dormaal, qui se trouve à la partie supérieure du Landénien belge, peut être corrélé avec le Sparnacien inférieur (Russell, 1975 ; Godinot *et al.*, 1978). A cette période appartient également, comme l'a démontré Godinot, le gisement de Rians (Godinot, 1980), ainsi que le gisement de Silveirinha récemment découvert au Portugal (Antunes et Russell, 1981).

La faune anglaise de Kyson qui provient de la base des Suffolk Pebble beds, et dans laquelle se trouve *Hyracotherium cuniculus*, est associée selon Hooker (1980) à la même époque. Selon cet auteur, le gisement d'Abbey Wood à *Hyracotherium* aff. *vulpiceps* est un peu plus récent que le précédent et susceptible de s'intégrer dans l'intervalle Dormaal-Mutigny.

La situation de Pourcy au voisinage de Mutigny est restée longtemps incertaine ; après en avoir fait pendant longtemps un gisement cuisien, on s'accorde aujourd'hui à rattacher cette localité au Sparnacien (Feugueur, 1963). Par sa faune de mammifères, et bien que

cette dernière reste grandement incomplète, ce gisement est incontestablement sparnacien et peut-être d'un Sparnacien ancien (Louis et Michaux, 1962). L'hypothèse parfois envisagée d'un remaniement au Cuisien d'une formation sparnacienne semble devoir être écartée : de récents travaux effectués à proximité du gisement ont montré que l'argile à huîtres que l'on trouve au Mont-Bernon (stratotype du Sparnacien), à un niveau assez profond du Sparnacien, surmonte les Sables de Pourcy. Par sa position stratigraphique et par plusieurs de ses mammifères (*Plesiadapis* sp. : *Microhyus musculus*), le gisement de Pourcy apparaît comme plus ancien que Mutigny. Ce dernier qui appartient à la moitié supérieure du Sparnacien régional est subordonné à la lentille fossilifère d'Avenay, dont on fait le dernier niveau du Sparnacien (Sparnacien terminal), mais celle-ci pourrait tout aussi bien appartenir au Cuisien basal ; on observe en effet que, par rapport au Sparnacien qu'elle ravine, la lentille d'Avenay montre un changement radical dans la sédimentation (sables calcaires avec mollusques fluviatiles au lieu de marnes et de sables siliceux avec faune saumâtre) et on y remarque l'arrivée de nouveaux mammifères (*Protoadapis* ; *Donrussellia* ; Dacrytheriidae ; *Microparamys* évolué) qui prospéreront tout au long du Cuisien ; une flore cuisienne y aurait également été trouvée.

Le gisement de Condé-en-Brie est situé dans les Sables de Cuise, entre les marnes sparnaciennes à mollusques saumâtres (*Cyrena cuneiformis* ; *Melania inquinata* etc.) et le Lutétien transgressif. Viennent ensuite les localités de Sézanne (gisement de la route de Broyes) située à une quarantaine de kilomètres au sud-ouest d'Épernay et celle de Saint-Agnan, à vingt kilomètres environ à l'ouest d'Épernay. Par la composition de sa faune le gisement de Sézanne-Broyes paraît être un peu plus ancien que celui de Saint-Agnan ; à ces deux sites succède le cortège des localités des environs d'Épernay appartenant à la formation des Sables à Unios et Térédines (Cuis, Grauves, Monthelon, Chavot, Mancy).

En ce qui concerne le gisement languedocien du Mas de Gimel, l'étude des rongeurs a permis de le corréler avec les gisements des Sables à Unios et Térédines (Hartenberger *et al.*, 1969, Hartenberger, 1971).

Il y a lieu de souligner ici que le genre *Diacodexis* est reconnu pour la première fois dans plusieurs gisements espagnols d'âge Cuisien (Les Badies, La Roca, Monderoda) ainsi que dans le gisement de Corsa III considéré comme étant d'âge Lutétien.

Ainsi peut être dressé un tableau récapitulatif mettant en relief l'ordre chronologique des différents gisements à Diehobunidés de l'Éocène inférieur.

| | Niveaux repères | Autres gisements |
|---|---|---|
| **Lutétien** | | Corsa III |
| supérieur | Form. des Sables à Unios et Térédines (Cuis, Chavot, Mancy, etc.) | Mas de Gimel, Monderoda, La Roca, Les Badies |
| **Cuisien** inférieur | Condé-en-Brie | Sézanne-Broyes, Saint-Agnan |
| | Avenay | |
| supérieur | Mutigny | |
| **Sparnacien** | | Abbey Wood<br>Pourcy |
| inférieur | Dormaal | Rians, Kyson, Silveirinha |

### Liste des abréviations

AL : collection agéienne de Lemoine ; Av : Avenay ; Bchs : Bouxwiller, collection du Muséum d'Histoire naturelle, Bâle, Suisse ; CB : Condé-en-Brie ; Collier : collection de M. A. Collier, Lectoure (Gers) ; De : collection de M. E. Dégremont, Laon (Marne) ; GR : Grauves ; IPS : Institut de Paléontologie, Sabadell (Espagne) ; L : collection de M. P. Louis, Cormicy (Marne) ; Levé : Anciennement collection du Dr. Levé, Beauvais (Oise) (cette collection est maintenant dispersée) ; MA : Mancy ; MGL : Mas de Gimel ; MU : Mutigny ; PY : Pourcy ; RI : Rians ; SA : Saint-Agnan ; STA : Saint-Agnan ; SEZ : Sézanne-Broyes ; SZ : Sézanne-Broyes ; T.S. : Teredinasande, collection du Muséum d'Histoire naturelle, Bâle, Suisse ; USTL : Université des Sciences et Techniques du Languedoc, Montpellier.

## Systématique des Dichobunidae

Les Dichobunoïdés européens ont été regroupés par Zittel (1893) dans la sous-famille des Dichobuninae considérée alors comme faisant partie des Anoplotheriidae. *Diacodexis* était attribué avec réserves au groupe des Condylarthres.

L'étude des Dichobunoïdés nord-américains conduisait Sinclair (1914) à associer ces derniers aux formes européennes dans la famille des Dichobunidae Gill, 1872. Il n'était pas fait mention des deux sous-ensembles d'Homacodontes (formes américaines) et des Dichobunes (formes européennes) distingués par Osborn quelques années plus tôt (Osborn, 1910).

Le terme d'Homacodontes est repris par Peterson (1919) qui en fait la sous-famille des Homacodontinae ; celle-ci est comprise dans un sens restreint et réservée aux Dichobunoïdés nord-américains les plus évolués, c'est-à-dire *Diacodexis*, *Wasatchia* et *Bunophorus* exceptés.

La sous-famille des Homacodontinae est conservée par Simpson (1945) avec la même acception, mais cet auteur regroupe les formes primitives d'Amérique du Nord (*Diacodexis*, *Wasatchia*, *Bunophorus*) avec les formes européennes dans la sous-famille des Dichobuninae.

Si les sous-familles Homacodontinae et Dichobuninae sont conservées par Gazin (1955), cet auteur isole les formes primitives nord-américaines en créant la sous-famille des Diacodexinae.

La classification introduite par Viret (1961) fait état de Diacodexidae nov. pour le groupe *Diacodexis*, *Wasatchia*, *Bunophorus*, et seulement des Dichobunidae, les genres précédemment attribués aux Homacodontinae étant inclus par l'auteur dans cette famille.

Romer (1966) considère que les Dichobunoïdés nord-américains et européens doivent être séparés à un niveau familial ; ainsi sont introduites les familles des Homacodontidae pour les premiers et des Dichobunidae pour les seconds. *Diacodexis*, *Bunophorus* et *Wasatchia* sont toujours considérés comme faisant partie d'une entité particulière pour laquelle est créée la famille des Diacodectidae (non Diacodexidae).

A l'époque où furent dressées ces classifications on ne connaissait pas la répartition exacte de *Diacodexis* (alors confiné au territoire nord-américain), ni d'ailleurs quel type de relations existait entre ce genre et *Protodichobune*. De plus, selon Gazin (1955 : 11), les Homacodontinae n'étaient certainement pas directement dérivés de *Diacodexis* et des Diacodexinae.

La présente étude nous montre que *Diacodexis* et *Protodichobune* sont apparentés par des liens beaucoup plus étroits que ceux qui sont susceptibles d'exister entre *Diacodexis* et les autres Dichobunidés du Lutétien d'Europe. Il en est de même pour le genre *Aumelasia* qui peut être lui aussi directement rattaché à *Diacodexis* par l'intermédiaire de *Protodichobune*, ou pour le genre *Buxobune*, apparenté probablement au genre *Bunophorus*. Il semble donc tout à fait naturel, pour les raisons exposées, de rassembler ces genres européens dans la même unité systématique que *Diacodexis*.

Considérer cette unité comme une famille (Viret, 1961 ; Romer, 1966) ou une sous-famille relève d'un choix purement arbitraire. Toutefois, dans l'optique d'une classification homogène et claire, le premier de ces choix devrait tout naturellement conduire à élever les autres unités distinguées dans le groupe au rang de famille (Homacodontinae, Dichobuninae, Antiacodontinae et Leptochoerinae). Il n'est point besoin de cela pour classer ces différents ensembles qui ne se subordonnent pas et qui sont totalement indépendants les uns des autres. Mieux vaut donc conserver à ces unités un rang de sous-famille. On peut d'ailleurs souligner que le classement de *Diacodexis* présente la même difficulté que celui du genre *Hyracotherium* commun à la même époque sparnacienne à l'Europe et à l'Amérique du Nord et d'où dérivent à la fois les Palaeotheriidae et les Equidae.

## Classification adoptée

DICHOBUNIDAE Gill, 1872

Diacodexinae Gazin, 1955
- *Diacodexis* Cope, 1882
- *Neodiacodexis* Atkins, 1970
- *Bunophorus* Sinclair, 1914
- *Wasatchia* Sinclair, 1914
- *Buxobune* Sudre, 1978
- *Protodichobune* Lemoine, 1891
- *Aumelasia* Sudre, 1980

Homacodontinae Peterson, 1919
- *Apriculus* Gazin, 1956
- *Hexacodus* Gazin, 1952
- *Microsus* Leidy, 1870
- *Homacodon* Marsh, 1872
- *Bunomeryx* Wortman, 1898
- *Hylomeryx* Peterson, 1919
- *Mesomeryx* Peterson, 1919
- *Pentacemylus* Peterson, 1931
- *Mytonomeryx* Gazin, 1955
- *Tapochoerus* McKenna, 1959

Dichobuninae Zittel, 1893
- *Dichobune* Cuvier, 1822
- *Metriotherium* Filhol, 1882
- *Meniscodon* Rütimeyer, 1888
- *Mouillacitherium* Filhol, 1882
- *Hyperdichobune* Stehlin, 1910
- *Synaphodus* Pomel, 1848
- *Messelobunodon* Franzen, 1980

Antiacodontinae Gazin, 1958
*Antiacodon* Marsh, 1872
*Sarcolemur* Cope, 1875
*Auxontodon* Gazin, 1958

Leptochoerinae Van Valen, 1971 [1]
*Stibarus* Cope, 1873
*Leptochoerus* Leidy, 1856

## *ÉTUDE SYSTÉMATIQUE*

### I. Famille DICHOBUNIDAE Gill, 1872

### Sous-famille Diacodexinae Gazin, 1955

### A. — Genre **DIACODEXIS** Cope, 1882

Van Valen (1971) a pour la première fois fait remarquer que la $M_3$ de Dormaal figurée par Teilhard sous le nom de *Protodichobune* sp. ? (Teilhard, 1927 : 24, pl. 5, fig. 19) appartenait au genre *Diacodexis* jusqu'alors confiné au domaine nord-américain. Plus récemment, la présence en Europe de *Diacodexis* était confirmée grâce à la découverte d'une nouvelle espèce très primitive dans le gisement sparnacien de Rians (*D. gazini* Godinot, 1978). Cette découverte amenait d'ailleurs Godinot à contester l'origine, supposée généralement être nord-américaine, du genre *Diacodexis*. Les corrélations intercontinentales établies depuis lors entre l'Europe et l'Amérique du Nord, en particulier par Rose (1981), qui montrent que le Sparnacien inférieur est chronologiquement plus ancien que le début du Wasatch, confirment ce point de vue.

Si une définition précise a pu être établie pour *D. gazini* de Rians, cette forme n'a été que très brièvement comparée au *Diacodexis* de Dormaal, connu, il est vrai, d'après très peu de matériel. En raison de certaines particularités, ce dernier sera distingué de l'espèce *gazini* sous le nom de *Diacodexis* sp. Signalons enfin qu'une forme affine de *D. gazini* a récemment été identifiée dans le Sparnacien inférieur du Portugal (*Diacodexis* cf. *gazini* de Silveirinha ; Antunes et Russell, 1981). *Diacodexis* est également représenté par une population importante dans le gisement plus récent de Condé-en-Brie (Cuisien inférieur). Ce *Diacodexis*, morphologiquement plus progressif que *D. gazini*, a permis de définir la nouvelle espèce *D. varleti*. A cette espèce sont rattachés quelques spécimens peu significatifs des gisements d'Avenay et de Mutigny. *Diacodexis* est présent aussi dans les gisements anglais d'âge sparnacien de Kyson et Abbey Wood, mais il est trop mal documenté pour être comparé valablement aux espèces précédentes.

Plusieurs gisements de la formation des Sables à Unios et Térédines ont également livré des restes d'un *Diacodexis* sensiblement plus évolué que *D. varleti* ; ceux-ci seront décrits

1. Selon Black (1978 : 233), il s'agit d'une famille indépendante des Dichobunidae.

sous le nom de *D.* cf. *varleti*. Le genre *Diacodexis* est identifié pour la première fois en Espagne dans les gisements cuisiens de Las Badies, de la Roca et de Monderoda, tous trois situés dans le Bassin de l'Isebena. Inconnu dans les faunes de l'Éocène moyen de France, il semble persister dans le domaine ibérique jusqu'au Lutétien, puisqu'il a aussi été identifié à Corsa III (Ager).

Espèce-type : *D. metsiacus* Cope, 1882.
Espèces nord-américaines (selon Guthrie, 1967 : 49 et 1971 : 85) : *D. secans* (Cope, 1881), *D. chacensis* (Cope, 1875), *D. robustus* Sinclair, 1914.
Espèces européennes : *D. gazini* Godinot, 1978, *D. varleti* n. sp.

Diagnose : Animaux de petite taille, voisine ou un peu plus grande que celle du Tragule ; denture probablement complète avec des dents en série continue. Prémolaires courtes et simples ; molaires supérieures triangulaires à contours anguleux portant trois tubercules principaux et deux conules intermédiaires ; protocône volumineux à l'origine de crêtes assez peu matérialisées (surtout la postprotocrête) ; cingulum généralement épaissi dans la partie postéro-interne de la dent. $M^2$ prédominante.

Prémolaires inférieures simples, c'est-à-dire à un seul tubercule aigu ; molaires à contours arrondis portant des tubercules à reliefs modérés ; trigonide légèrement moins long, plus étroit et un peu plus élevé que la talonide surtout chez les formes primitives ; paraconide bien détaché du métaconide surtout sur $M_1$ et se projetant alors au-dessus du bord antérieur de la dent. Métaconide fort et arrondi. Talonide large et excavé ouvert sur le bord lingual en avant de l'entoconide ; cet entoconide d'importance variable occupe une position postérieure. De l'hypoconulide, plus antérieur et plus volumineux, se détache une posteristide déterminant un fort relief à sa jonction avec le cingulum sur le bord postérieur de la dent. $M_2$ prédominante ; $M_3$ à troisième lobe pincé, monotuberculé, plus ou moins saillant dans l'axe de la dent.

## 1. **Diacodexis gazini** Godinot, 1978
(Fig. 1)

1978 *b*. — *Diacodexis gazini* Godinot ; p. 287, fig. 3.
1981. — *Diacodexis gazini* Godinot ; p. 106, fig. 24 et pl. 4, fig. 1 à 6.

Diagnose originelle : Godinot, 1978 : 287.
Diagnose émendée : Godinot, 1981 : 105.
Nouvelle diagnose : *Diacodexis* de très petite taille ; molaires supérieures aux contours arrondis, modérément triangulaires, c'est-à-dire dilatées antéro-postérieurement du côté lingual en raison de l'épaississement du cingulum dans la partie postéro-interne de la dent ; conules importants sans crêtes accessoires internes. Molaires inférieures à contours arrondis, portant des tubercules de relief modéré ; trigonide moins long et un peu plus étroit que le talonide ; paraconide présent mais moins développé que le métaconide. Entoconide réduit et très postérieur, en liaison avec le cingulum postéro-labial. Pas d'hypoconulide au confluent de la crête postérieure de l'hypoconide avec le cingulum. Cingulum labial plus ou moins développé. $M_3$ à troisième lobe pincé, unituberculé, très saillant postérieurement. Longueur : $M_2$ de l'ordre de 3,6 mm.

Type de l'espèce : $M_2$ RI. 164 (Godinot, 1978 : 287, fig. 3 ; Godinot, 1981 : 105, pl. 4, fig. 2) ; fig. 1 b.
Localité-type : Rians (département du Var, France).
Autres localités : Silveirinha (Portugal)
Matériel rapporté : **Rians** : 4 molaires inférieures (RI. 162, 163, 164, 165) ; 2 PM inférieures (RI. 545, 208) ; un trigonide de molaire inférieure (RI. 166) ; 2 molaires supérieures (RI. 168, 329) ; 3 molaires supérieures incomplètes (RI. 178, 286, 198).

Dimensions (mm) (fig. 3) : $M^{1-2}$ : RI. 168, 3,5 × 4,6 ; $M^3$ : RI. 329, 3,4 × 4,3 ; $P_{2-3}$ : RI. 208, 3,4 × 1,3 ; $M_1$ : RI. 165, 2,9 × 2 ; $M_1$ : RI. 166, ? × 2,1 ; $M_2$ : RI. 163, 3,5 × 3 ; $M_2$ : RI. 164, 3,4 × 2,9 (type) ; $M_3$ : RI. 162, 4,4 × 2,9.

## Discussion

Les échantillons de Rians ayant été récemment décrits par Godinot dans l'étude monographique consacrée à la faune du gisement (Godinot, 1981), nous ne ferons qu'insister sur les variations morphologiques observées chez ce *Diacodexis*.

Sur les molaires supérieures, paracône et métacône proches du bord labial sont coniques, redressés, mais carénés antéro-postérieurement. Le paracône est plus puissant que le métacône sur la molaire RI. 168 ($M^2$) et à fortiori sur la $M^3$ RI. 329. Sur cette dent, le bord labial est très oblique par rapport à l'axe transverse. Les conules assez éloignés du protocône sont bien individualisés mais l'on peut relever qu'existe sur le spécimen RI. 168 une ébauche de crête prémétaconule.

Sur les molaires RI. 168 (fig. 1 *a*) et RI. 198, le protocône est légèrement avancé et relativement bas par rapport au paracône et au métacône. La $M^3$ RI. 329 est la seule dent à porter une ébauche de parastyle. Sur tous les spécimens observés, le cingulum externe forme un relief régulier ; les cingulums antérieur et postérieur (plus épais) s'étendent — sans se rejoindre — sur le flanc lingual au protocône.

Aucune information nouvelle ne peut être fournie à la description faite par Godinot de la $P_2$ de cet animal (RI. 208, *in* Godinot, 1981 : 196, fig. 24).

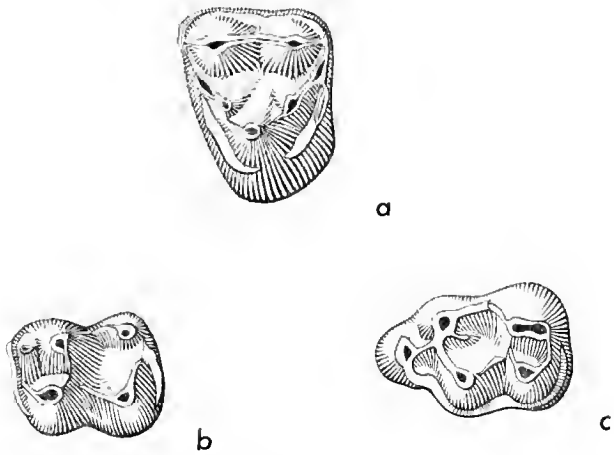


Fig. 1. — *Diacodexis gazini* Godinot : a, $M^2$ gauche, RI. 168 ; b, $M_2$ gauche, RI. 164 (type de l'espèce) ; c, $M_3$ droite, RI. 162. (Coll. USTL Montpellier ; Rians).

A propos des molaires inférieures du *Diacodexis* de Rians, doit être soulignée la forte différence de taille entre $M_2$ et $M_1$. Le contour antérieur arrondi de ces dents est lié au développement du paraconide, celui-ci pouvant être plus (RI. 165, RI. 166) ou moins (RI. 164, type, fig. 1 b) développé et détaché du métaconide. Le trigonide est pincé, un peu plus étroit

et nettement plus élevé que le talonide, mais les tubercules sont arrondis et de relief modéré.

Les $M_3$ RI. 162 de Rians (fig. 1 c) et EFM 116 de Dormaal diffèrent sensiblement par les proportions du trigonide, l'importance de l'hypoconide, et les relations entre ce tubercule et l'entoconide. Sur la $M_3$ de Rians, le trigonide est plus large que le talonide ; le talonide est plus bas et plus allongé sur la $M_3$ de Dormaal. Il n'y a pas ici de liaison entre l'hypoconide (relativement plus faible) et l'entoconide (à peu près médian sur le bord lingual du talonide), contrairement au spécimen de Rians. Ajoutons également que l'hypoconulide, à peu près central sur la molaire de Dormaal, est légèrement déporté lingualement sur la molaire de Rians.

Squelette appendiculaire : Godinot (1981 : 108, 109, fig. 25) a rapporté à *D. gazini* un astragale morphologiquement plus primitif que l'astragale de *Diacodexis* décrit par Schaeffer (1947). Selon Godinot, qui a décrit cette pièce avec soin, « le type ancestral de cet os est à rechercher parmi les petites formes à astragale assez allongé plutôt que chez les Condylarthres à astragale massif qui ont en général été pris comme référence ».

## Conclusions

Si l'espèce *D. gazini* était réservée jusqu'à il y a très peu de temps au seul *Diacodexis* de Rians, une forme voisine est connue maintenant dans le gisement portugais de Silveirinha (*Diacodexis* cf. *gazini* ; Antunes et Russell, 1981). Le *Diacodexis* de Dormaal a des molaires inférieures trop différentes de celles de l'espèce précédente pour lui être directement assimilé.

*Diacodexis gazini* diffère, comme l'a souligné Godinot (1981 : 108), des plus anciennes populations de *D. metsiacus* du Gray Bull (*D. metsiacus* de Powder River, Delson, 1971 ; *D. metsiacus* des localités $SC_6$ et $SC_4$ du Clark's Fork Basin) ; il diffère de la même façon des spécimens de *D. metsiacus* avec lesquels nous l'avons directement comparé (maxillaire avec $P^4$-$M^2$ USNM 19231 et mandibule avec $M_1$-$M_2$ USNM 19282 du Gray Bull). La très petite taille de *D. gazini*, le caractère plus accusé des tubercules de ses molaires, l'absence de crêtes accessoires au paraconule et au métaconule sur les molaires supérieures, la faiblesse de l'entoconide sur les molaires inférieures constituent un ensemble de traits morphologiques s'accordant avec une condition plus primitive. Aussi se trouve confortée l'opinion de Godinot sur l'âge ancien de ces *Diacodexis* européens, et sur l'idée que ces derniers ont pu trouver leur origine sur ce continent.

Si ce genre *Diacodexis*, pour lequel divers centres d'origine avaient auparavant été proposés — en Amérique Centrale (Sloan, 1969 ; Gingerich, 1976), en Asie (Savage et Russell, 1977) — est originaire d'Europe, cette origine ne peut être précisée pour l'instant. Elle devrait être recherchée auprès d'un Arctocyonide européen, voisin peut-être du très commun *Landenodon* (Russell, 1980 ; Godinot, 1981), plutôt que d'un Arctocyonide nord-américain de type *Tricentes* comme l'avait envisagé Van Valen (1971).

## Remarque

Parmi le matériel de Rians, se trouve une $P_4$ (RI. 403) présentant les caractères voisins de ceux des $P_4$ de *Diacodexis*. Trop grande (4,9 × 2,5) pour être rapportée à *Diacodexis*

*gazini*, cette dent a été distinguée par Godinot (1981 : 109, fig. texte 25) sous le nom de ? *Diacodexis* indet.

Il s'agit d'une dent massive, modérément allongée à deux racines accolées, portant un tubercule central globuleux, arrondi sans aucune trace de division. Postérieurement et du côté labial, des traces d'usure permettent de supposer que ce tubercule était légèrement caréné à l'arrière. Le paraconide antérieur, en situation légèrement linguale, est réduit. Le talonide est en revanche bien développé et souligné, du côté lingual, par un soulèvement du bord assez accentué. Ces caractères évoquent d'assez près ceux des $P_4$ des *Diacodexis* nord-américains, en particulier d'après l'échantillon AMNH 1566 d'un *Diacodexis* indéterminé de Wasatch, ou même d'après la mandibule de Gray Bull USMN 19237 déterminée *Diacodexis* cf. *metsiacus*. Les $P_4$ de ces deux spécimens se différencient cependant de la pièce RI. 403 par leur plus grand paraconide ; s'agissant d'une dent peu caractéristique, nous préférons ne pas nommer formellement le spécimen pour l'instant.

## 2. **Diacodexis** sp. de Dormaal
(Fig. 2)

1927 — ? *Protodichobune* sp. : Teilhard de Chardin, p. 24, fig. 24 a, pl. 5, fig. 19.
1971 — *Diacodexis* : Van Valen, p. 523-528.
1978 — cf. *Protodichobune* sp. A et B ; Godinot *et al.*, p. 1274.

Matériel : 2 molaires supérieures (D. 123 et sans n°) ; 2 molaires inférieures ($M_1$, D. 80 cassée et $M_2$, D. 79) ; $M_3$ (EFM 116).

Dimensions : $M^2$ : D. 123, 3,6 × 4,7 ; $M^{1-2}$ sans n°, 3,6 × 4,8 ; $M_1$ : D. 80, 3 × 2,1 ; $M_2$ : D 79, 3,7 × 2,7 ; $M_3$ : EFM 116, 5 × 2,5.

Fig. 2. — *Diacodexis* sp. : a, $M^2$ (ou $M^1$) gauche, D. 123 : b, $M_3$ droite, EFM 116. (Coll. Inst. Roy. Sc. Nat. Bruxelles ; Dormaal).

Les deux molaires supérieures de Dormaal (fig. 2 a) sont pratiquement identiques à la molaire RI. 168 de Rians en ce qui concerne en particulier l'étendue des cingulums antérieur et postérieur ainsi que la position et l'importance relative des différents tubercules. Mais ceux-ci sont plus élevés ; le cingulum antérieur est toutefois peu prononcé sur la molaire D. 123, qui présente en outre une partie linguale plus développée antéro-postérieurement. Si l'on se réfère aux molaires de *D. metsiacus* (Guthrie, 1967 : 50, fig. 35), ces différences rentreraient dans le cadre de la variabilité intraspécifique.

A propos des molaires inférieures, on doit souligner — comme c'était aussi le cas pour

le *Diacodexis gazini* de Rians — la différence de taille importante entre $M_2$ et $M_1$. Cela s'applique aux molaires D. 79 et D. 80 à partir desquelles avaient été déterminées deux formes de Dichobunidés (cf. *Protodichobune* sp. A et B, *in* Godinot *et al.*, 1978).

La présence d'un paralophide formant une crête courbe au-dessus d'un précingulum horizontal pourrait indiquer que ce *Diacodexis* est un peu plus jeune que celui de Rians, mais ces molaires portent un hypoconulide bien tuberculé !

Les $M_3$ R1. 162 de Rians et EFM 116 de Dormaal (fig. 2 b) sont suffisamment différentes, par les proportions du trigonide, l'importance de l'hypoconide, et les relations entre ce tubercule et l'entoconide, pour qu'on considère qu'elles appartiennent à des formes distinctes. Sur la $M_3$ de Rians, le trigonide est plus large que le talonide ; le talonide est plus bas et plus allongé sur la $M_3$ de Dormaal. Il n'y a pas ici de liaison entre l'hypoconide (relativement plus faible) et l'entoconide (à peu près médian sur le bord lingual du talonide), contrairement au spécimen de Rians. Ajoutons également que l'hypoconulide, à peu près central sur la molaire de Dormaal, est légèrement déporté lingualement sur la molaire de Rians. Il ne saurait être question toutefois, étant donné l'insuffisance de ce matériel, de fixer la position relative de ces deux gisements.

### 3. **Diacodexis varleti** n. sp.
(Fig. 5)

1967 — Prosimien : Russell, Savage, Louis, p. 42, fig. 12.
1969 — Artiodactyle primitif : Szalay, p. 281 remarque (1).

Cette espèce est clairement définie d'après de nombreuses dents isolées du gisement de Condé-en-Brie ; on lui rattache des restes de *Diacodexis* un peu plus ancien de Pourcy, Mutigny et Avenay.

Dérivation du nom : En hommage à M. Raymond Varlet qui a découvert le gisement de Condé-en-Brie (Louis, 1966).

Type de l'espèce : $M^2$ droite (CB. 973, coll. P. Louis ; fig. 5 b).

Localité-type : Condé-en-Brie. Les fossiles proviennent d'un sable coquiller surmontant une couche à *Cyrena gravesi* affleurant dans une carrière située à quelques centaines de mètres à l'ouest de Condé-en-Brie (Aisne).

Autres localités : Pourcy, Mutigny et Avenay.

Diagnose : *Diacodexis* à peine plus grand que *D. gazini*. Molaires supérieures de forme triangulaire, relativement pincées antéro-postérieurement du côté lingual. Tubercules à fort relief ; paracône et métacône peu ou pas carénés antéro-postérieurement, Protocône élevé incliné vers les tubercules externes. $M^2$ nettement plus grande que $M^1$ ; les dimensions de $M^3$ approchent celles de $M^1$ mais elle est plus pincée antéro-postérieurement du côté lingual. Molaires inférieures étroites sur lesquelles le trigonide est plus élevé mais aussi long que le talonide. Trigonide aux tubercules redressés et élevés ; paraconide fort et bien séparé du métaconide se projetant souvent en avant en surplomb du bord antérieur de la dent ; talonide large et bien excavé ; entoconide de puissance variable caréné vers l'avant ; hypoconulide très saillant dans l'axe de la dent sur $M_1$ et $M_2$ ; $M_2$ plus grande que $M_1$ ; l'hypoconulide de $M_3$, monocuspidé, est assez peu détaché à l'arrière.

Matériel attribué : **Condé-en-Brie** : 40 molaires supérieures ; 4 dents lactéales supérieures ; 27 molaires inférieures. — **Mutigny** : le trigonide d'une molaire inférieure ; une prémolaire ($P_2$?) inférieure ; une prémolaire $P^3$ supérieure. — **Pourcy** : molaire inférieure PY-29-Levé (Russell,

Savage, Louis, 1967, fig. 12). — **Avenay** : 2 molaires supérieures ; 1 molaire inférieure ; 2 molaires supérieures détériorées.

Dimensions (en mm) (cf. tabl. I et fig. 3-4) : **Condé-en-Brie** : *Dents supérieures* : $M^1$ : CB 764, 3,1 × 3,6 ; CB 238 dr., 3,2 × 3,8 ; CB 888 g., 3,1 × 4,0 ; CB 770 dr., 3,2 × 4,2 ; CB 883 g., 3,3 × 4,2 ; CB 411 BN g., 3,2 × 4,4 ; CB 1165 g., 3,5 × 4,2 ; CB 1349 g., 3,5 × 4,2 ; CB 1007 g., 3,5 × 4,0 : CB 468 BN dr., 3,6 × 4,1 ; CB 1069 g., 3,7 × 4,1 : CB 042, 3,8 × 4,0. $M^2$ : CB 1006 g., 3,3 × 4,9 ; CB 0073 dr., 3,6 × 5,0 ; CB 1210 g., 3,7 × 4,6 ; CB 324 g., 3,7 × 4,6 : CB 673 dr., 3,8 × 4,9 ; CB 237 g., 3,8 × 5,1 : CB 973 dr., 4,0 × 4,8 ; CB 470 BN g., 4,0 × 5,0 ; CB 835 dr., 4,0 × 5,5 ; CB 1150 g., 4,0 × 5,1 ; CB 966 dr., 4,1 × 5,0 ; CB 1041 g., 4,1 × 5,0 ; CB 235 dr., 4,2 × 5,1 ; CB BN 467 g., 4,0 × 4,8. $M^3$ : CB 1335 g., 3,1 × 3,8 ; CB 246 dr., 3,5 × 4.2 ; CB 236 dr., 3,6 × 4,2 CB 1321 g., 3,5 × 4,2 ; CB 240 g., 3,2 × 4,0. $DP^4$ *(ou* $DP^3$*)* : CB 252 g., 3,2 × 3,0 ; CB 1016 dr., 3,4 × 3,2 ; CB 679 dr., 3,4 × 3,1. *Dents inférieures* : $DP_4$ : CB 811 g., 4,4 × 2,0. $M_1$ : CB 253 g. 3,4 × 2,2 ; PCB 4661 dr., 3,7 × 2,3 ; CB 367 g., 3,8 × 2,3 ; CB 432 dr., 3,5 × 2,3 ; CB 172 dr., 3,6 × 2,3 ; CB 788 dr., 3,4 × 2,4 ; CB 859 g., 3,4 × 2,4 ; CB 254 g., 3,7 × 2,4 ; CB 392 g., 3,5 × 2,5 ; CB 241 dr., 3,7 × 2,5 ; CB 236 dr., 3,9 × 2,5 ; CB 1118 dr., 3,9 × 2,5 ; CB 1334 dr., 3,7 × 2,7 ; CB 257 g., 3,9 × 2,6 ; CB 242 dr., 3,9 × 2,7 ; CB 1195 g., 3,9 × 2,3. $M_2$ : CB 836 dr., 4,1 × 2,9 ; CB 1276 dr., 4,5 × 3,4 ; CB 356 dr., 4,0 × 3,1 ; CB 654 g., 4,0 × 3,1 ; CB 656 g., 4,1 × 3,1 ; CB 244 dr., 4,2 × 3,1 ; CB 398 g., 4,0 × 3,0 ; CB 789 dr., 4,0 × 3,0. $M_3$ : CB 239 dr. ? × 3,1 ; CB 258 dr., 4,6 × 2,8 ; CB 514 dr., 4,4 × 2,6. — **Pourcy** : $M_2$ : PY-29-Levé, 4,6 × 3,3 (Russell, Louis, Savage, 1967, fig. 12). — **Avenay** : ? $DP^4$ : Av 9021, 3,2 × 4,0. $M^{2-3}$ : AV 4800, 4,6 × 5,4. $M^2$ : AV 37 L, 4,4 × 5,6.

Tableau I. — Variabilité des dents chez *Diacodexis varleti* n. sp. de Condé-en-Brie. N, nombre de spécimens ; v.l., valeurs limites ; M, moyenne ; S, écart-type ; VAR, coefficient de variation.

| | | N | V.L. | M | S | VAR. |
|---|---|---|---|---|---|---|
| M1/ | L | 12 | 3.1 - 3.8 | 3.39 | 0.22 | 6.48 |
| | 1 | 12 | 3.6 - 4.4 | 4.06 | 0.20 | 4.92 |
| M2/ | L | 14 | 3.3 - 4.2 | 3.87 | 0.23 | 5.94 |
| | 1 | 14 | 4.6 - 5.1 | 4.92 | 0.16 | 3.25 |
| M3/ | L | 5 | 3.1 - 3.6 | 3.38 | 0.19 | 5.62 |
| | 1 | 5 | 3.8 - 4.2 | 4.08 | 0.16 | 3.92 |
| DP4/ | L | 3 | 3.2 - 3.4 | 3.33 | 0.09 | 2.70 |
| | 1 | 3 | 3 - 3.32 | 3.1 | 0.07 | 2.25 |
| M/1 | L | 16 | 3.4 - 3.9 | 3.68 | 0.18 | 4.89 |
| | 1 | 16 | 2.2 - 2.7 | 2.43 | 0.14 | 5.76 |
| M/2 | L | 8 | 4.0 - 4.5 | 4.11 | 0.16 | 3.89 |
| | 1 | 8 | 2.9 - 3.4 | 3.08 | 0.13 | 4.22 |
| M/3 | L | 2 | 4.4 - 4.6 | 4.5 | 0.1 | 2.22 |
| | 1 | 3 | 2.6 - 3.1 | 2.83 | 0.2 | 7.06 |

Discussion

Le genre *Diacodexis* est très bien représenté à Condé-en-Brie par de nombreuses molaires isolées, supérieures et inférieures, et probablement aussi par quelques prémolaires. L'identification de celles-ci parmi le lot important de prémolaires isolées reste toutefois conjecturale et sujette à erreurs. Aussi nos observations porteront-elles essentiellement sur les caractères de la denture jugale.

**Variabilité morphologique dans la population de Condé-en-Brie**

*Molaires supérieures* (fig. 5 a-g, n)

Les diagrammes de dispersion (fig. 3) obtenus à partir des dimensions (longueur, largeur) des molaires supérieures font apparaître deux nuages de points ; si l'on se réfère aux espèces nord-américaines de *Diacodexis*, il est logique de considérer que le nuage des fortes valeurs correspond aux $M^2$, cette dent étant toujours plus grande que $M^1$. Les $M^3$ identifiées ont des dimensions incluses dans le nuage des plus faibles valeurs. D'après le graphique, on remarquera aussi que les dimensions des molaires du *Diacodexis gazini* de Rians se situent exactement dans la zone intermédiaire entre les deux nuages. Parmi ces dents de Rians se trouve une $M^2$ ; sa taille correspond donc à celle des plus petits spécimens de $M^2$ de la population de Condé.

Les histogrammes établis à partir de la surface des molaires supérieures font apparaître le même type de dispersion (fig. 4).

Les molaires supérieures triangulaires sont de forme variable ; les molaires de petites dimensions ($M^1$ et $M^3$), plus comprimées antéro-postérieurement du côté lingual que ne le sont les deux molaires supérieures du *Diacodexis gazini* de Rians, ressemblent à celles du *Diacodexis* sp. de Dormaal. D'autres, au contraire, comme CB 235, CB 1150, CB 470, CB 467, sont plus évasées et correspondent très certainement d'après leurs dimensions à des $M_2$. Le bord labial de ces molaires peut être droit (CB 883, CB 411 BN, CB 673) ou convexe (CB 418 BN. CB 246), mais il est plus généralement très faiblement concave (CB 120, CB 973, CB 470, CBN 1210). Une variabilité de même ordre intéresse les bords antérieur et postérieur, ce dernier étant dans quelques cas plus franchement concave (CB 418 BN, CB 120).

Sur ces molaires, le paracône et le métacône, coniques, redressés et modérément carénés antéro-postérieurement, montrent une très légère costulation sur leurs faces externes. Le paracône est plus élevé que le métacône. Le protocône central (CB 234, CB 236, CB 4663 ex coll. Poirier) ou légèrement avancé (CB 4658, CB 470 BN) est volumineux, très élevé, fortement incliné vers les tubercules externes ; il porte les deux arêtes en V classiques, dirigées respectivement vers le paraconule et le métaconule. Ces conules sont puissants et bien détachés du protocône, le métaconule étant toutefois plus éloigné de ce tubercule ; ce métaconule peut dans certains cas former un tubercule relativement puissant, totalement indépendant (CB 966 BN). Ces conules sont à l'origine de crêtes (crêtes préparaconule et postmétaconule) reliant le cingulum respectivement dans les angles antéro- et postéro-externe ; ces crêtes peuvent former au point de jonction avec le cingulum des reliefs relativement importants, ceci se traduisant par un contour plus anguleux de certaines molaires (CB 238,

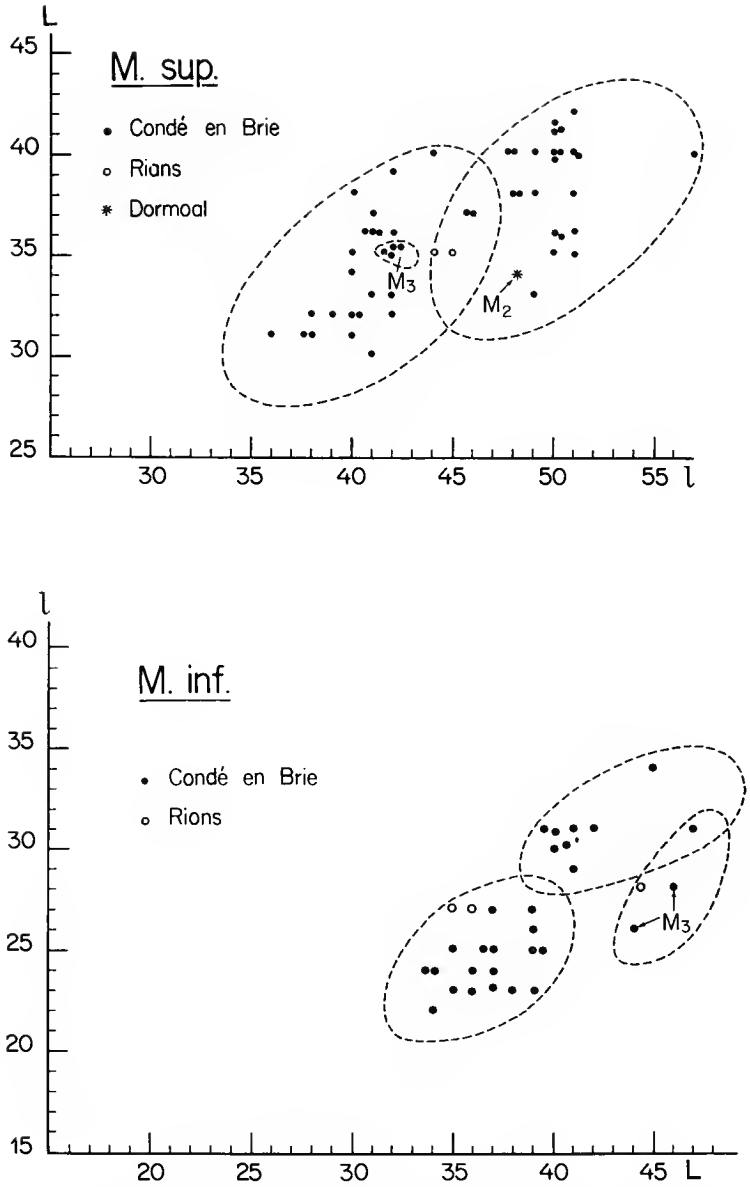


Fig. 3. — Diagrammes de dispersion établis d'après les dimensions (longueur, largeur en mm) des molaires du *Diacodexis varleti* n. sp. de Condé-en-Brie, du *Diacodexis gazini* Godinot de Rians et du *Diacodexis* sp. de Dormaal.

CB 468 BN). Une ébauche de parastyle peut même être observée sur les spécimens CB 973, CB 468 BN, CB 1210, CB 604, CB 1150. La molaire CB 966 BN montre au contraire un relief du côté du métastyle.

Un autre type de variation intéresse les crêtes postparaconule et prémétaconule. Cette

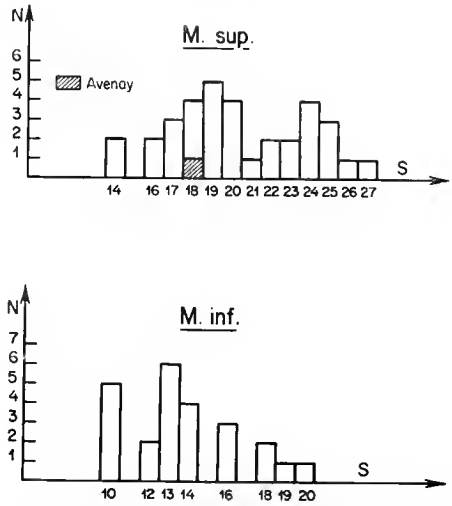


Fig. 4. — Histogrammes établis à partir des surfaces (mesurées au planimètre) des molaires supérieures et inférieures du *Diacodexis varleti* n. sp. de Condé-en-Brie.

dernière a été observée sur plusieurs spécimens (CB 604, CB 883, CB 238, CB 1349, CB 764). La crête postparaconule est présente sur les spécimens CB 888, CB 246, CB 911, CB 1163, CB 1321, CB 4663 (coll. Poirier). Les deux se trouvent associées sur la molaire CB 673.

Les reliefs déterminés par le cingulum externe sur les flancs du paracône et du métacône sont toujours réguliers ; ceux déterminés par les cingulums antérieurs et postérieurs sont, au contraire, variables en fonction de l'importance de ces cingulums, le postérieur étant généralement le plus étendu ; à un court cingulum correspond un relief très prononcé (CB 1068). Sur la plupart des molaires observées, les cingulums s'atténuent généralement sur le flanc du protocône ; exceptionnellement (CB 888, CB 966 BN), ils remontent sur le flanc de ce tubercule. Aucun renflement préfigurant l'hypocône sur le cingulum postérieur n'a été observé sur nos spécimens.

Les dents CB 252, CB 1016, CB 679 sont probablement des $DP^4$. Il s'agit de dents plus massives que les molaires, sur lesquelles la longueur est à peu près comparable à la largeur. Leur partie linguale est dilatée et la région du parastyle forme un relief anguleux saillant dans l'angle antéro-externe. Leur protocône massif occupe une position avancée, et le cingulum postérieur est bien développé.

*Molaires inférieures* (fig. 5 h-m)

Les diagrammes de dispersion établis à partir des dimensions des molaires inférieures permettent, comme pour les molaires supérieures (mais de façon moins nette), de distinguer

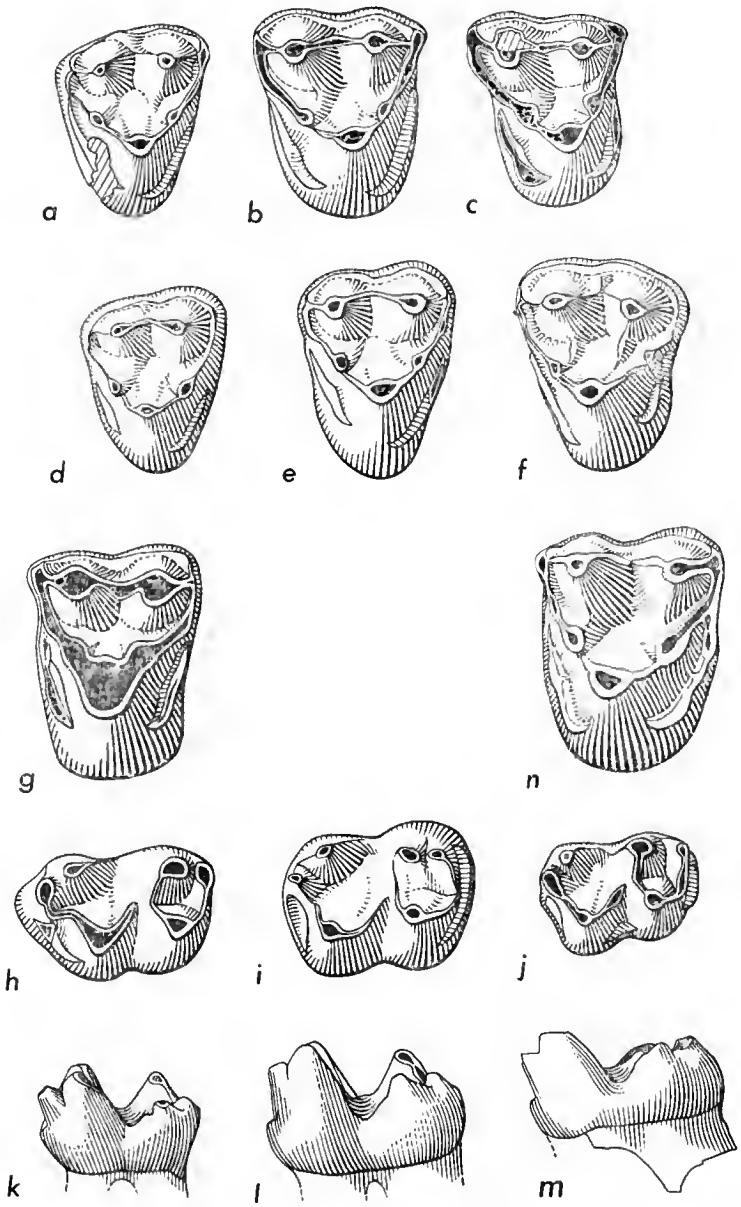


Fig. 5. — *Diacodexis varleti* n. sp. : a, b, c, maxillaire droit composite (a : $M^3$, CB 2461 ; b. : $M^2$ CB 973, type de l'espèce ; c : $M^1$, CB 1165) ; d, $M^3$, CB 240 ; e, $M^2$, CB 1106 ; f, $M^3$ CB 418 BN ; g, $M^2$ ; CB 1150 ; h. i, j, série composite inférieure droite en vue occlusale ; k, l, m, la même en vue linguale (h et m : $M_3$ CB 258 ; i et l : $M_2$ CB 1276 ; j et k : $M_1$, CB 255) (à l'exception de la $M^3$ CB 418 BN (coll. Brailon), tous les spécimens se trouvent dans les collections MNHN, Paris) ; Condé-en-Brie ; n, $M^2$, AV 37 L (coll. P. Louis) ; Avenay.

deux lots de valeurs ; les valeurs fortes correspondent aux $M_2$. Ces diagrammes permettent également de constater que les $M_3$ sont de taille réduite. Leur longueur excède à peine les $M_2$ mais leur largeur est nettement inférieure.

Les molaires $M_1$ et $M_2$ ont un trigonide et un talonide d'égale longueur, le trigonide étant toutefois plus élevé. Dans plusieurs cas on a pu observer un talonide un peu plus large que le trigonide (CB 241, CB 236, CB 788, CB 432, CB 1118). Les bords des molaires montrent d'ailleurs une constriction plus ou moins accusée au niveau de la séparation du trigonide et du talonide.

Sur les molaires, mais plus précisément sur les $M_1$, le paraconide proche du bord lingual est bien développé et nettement séparé du métaconide. Il est vertical (CB 254) ou même en léger surplomb sur le bord antérieur de la dent (CB 241, CB 4661, Poitiers, CB 432 BN), ce qui donne dans ce cas un contour arrondi au bord antérieur de la dent. Le paraconide est plus rapproché du métaconide sur les $M_2$ (CB 398, CB 1276, CB 356 BN). Paraconide et métaconide sont parfois reliés par une métacristide mais celle-là est peu exprimée. Le protoconide (le plus important des tubercules du trigonide) est toujours incliné vers le métaconide, si bien que son sommet est plus nettement détaché du bord labial. Protolophide et paralophide limitent une préfosside élevée plus (CB 253) ou moins (CB 1324) étendue. Cette préfosside est très réduite sur la $M_1$ CB 242 en raison de l'absence de paraconide sur cette dent. L'avant de ces molaires est bordé par un léger précingulum.

Le talonide légèrement plus large que le trigonide dans quelques cas est formé d'une cuvette assez peu profonde. L'hypoconide, dont la paroi externe est arrondie, est très puissant. La crête oblique est dirigée sur la plupart des spécimens vers le pied de l'échancrure médiane du protolophide. Elle peut aussi être plus externe mais, dans ce cas, peu prononcée (CB 1314). L'entoconide est de puissance variable. Il est faible et très distal sur la plupart des échantillons [il peut aussi être avancé et puissant (CB 0051, CB 1276, CB 356 BN, CB 789)] ; ce caractère constitue d'ailleurs un des meilleurs critères permettant de distinguer ces molaires de celles de *D. gazini*. L'entoconide porte toujours à l'avant une entocristide tendant à fermer de façon plus ou moins nette l'ouverture linguale de la cuvette du talonide. L'hypoconulide, bien développé et rapproché de l'entoconide, est à l'origine d'un cingulum postéro-labial fortement oblique vers le bas.

**Comparaison entre *D. varleti* de Condé-en-Brie et *D. metsiacus* de Four Mile, et de Powder River.**

*D. varleti* de Condé-en-Brie a été comparé au *D. metsiacus* de Powder River (Delson, 1971 : 357). Si l'on considère globalement les longueurs des $M_1$ et $M_2$ de cette dernière espèce, on constate que l'étendue des valeurs recouvre les longueurs des $M_1$ et $M_2$ de l'espèce de Condé-en-Brie. Prises séparément, les $M_1$ et $M_2$ du *D. metsiacus* de Powder River ont respectivement des dimensions dont les distributions se chevauchent largement, les $M_2$ pouvant être moins développées antéro-postérieurement que les $M_1$. On remarquera d'ailleurs les très forts coefficients de variation affectant les longueurs des $M_2$ de ce *Diacodexis*. Les longueurs des dents inférieures du *D. varleti* se distribuent, suivant notre interprétation, très différemment ; nous admettons en effet chez cette espèce que les $M_2$ ont des dimensions notablement supérieures à celles des $M_1$, bien que se chevauchant faiblement. Les largeurs des $M_1$ et $M_2$ du

*D. metsiacus* de Powder River sont, en revanche, très nettement supérieures à celles des $M_1$, $M_2$, $M_3$ du *D. varleti* de Condé-en-Brie.

La comparaison est moins précise pour les molaires supérieures, en raison du faible effectif connu pour le *Diacodexis* de Powder River ; les valeurs données pour les $M^1$, $M^2$, $M^3$ de cette espèce correspondent aux valeurs les plus élevées de l'espèce de Condé-en-Brie.

**Matériel des gisements de Pourcy, d'Avenay et de Mutigny**

Il faut rattacher à l'espèce *D. varleti* la molaire inférieure PY-29-Levé de Pourcy déterminée comme étant une $M_1$ de Prosimien (Russell *et al., op. cit.*). Son paraconide est bien isolé du métaconide, et son talonide un peu plus large que le trigonide. L'entoconide est aussi important que celui que l'on observe sur quelques spécimens de Condé-en-Brie, en particulier la molaire CB 356 BN. En raison de ses dimensions élevées, il est probable que cette molaire PY-29-Levé est une $M_2$.

La molaire inférieure AV 560 L d'Avenay a des dimensions (L : 4,1 mm) compatibles avec celles des molaires de Condé-en-Brie, ce qui s'accorderait avec le rapprochement de ces deux localités (Louis, 1970). Son paraconide assez faiblement développé surplombe le bord antérieur de la dent. L'échantillon étant détérioré du côté lingual, il n'est pas possible de déterminer l'importance de l'entoconide.

La partie interne d'une molaire supérieure (AV 5666) du même gisement est attribuée avec réserve à *D. varleti* ; sur cette dent les cingulums antérieur et postérieur se rejoignent sur le bord lingual et ceinturent pratiquement le protocône ; la crête postérieure classique dirigée vers le métaconule est ici absente mais le flanc de ce protocône porte de nombreux replis d'émail ; le métaconule qui se présente sous forme de repli allongé en direction du métacône n'est pas véritablement tuberculé.

Sur la demi-molaire AV 4710, le cingulum postérieur remonte sur le flanc du protocône et atteint même le sommet de ce tubercule. Ce caractère est également amorcé sur la dent de petite taille AV 9021 qui est probablement une $DP^4$.

Les molaires AV 37 L (fig. 5 n) et AV 4800 sont exceptionnellement grandes (L : 4,5 ; l : 5,2) ; avant que ne soit établi de façon absolue la présence de plusieurs lignées de *Diacodexis* dans ces niveaux, le cachet relativement bunodonte de ces spécimens est interprété comme le reflet de variations intraspécifiques.

Les spécimens de Mutigny rapportés à *D. varleti* sont peu caractéristiques ; la demi-molaire inférieure MU 12319 montre un paraconide réduit accolé au métaconide, mais la face postérieure du trigonide est moins inclinée que ne le montrent les autres spécimens référés à l'espèce.

La dent MU 12283 est interprétée comme une $P_2$, sa morphologie s'accordant avec celle de la $P_3$ portée par la mandibule de *Diacodexis* AMNH 48694 du gisement américain de San José. Cette dent étroite et allongée porte un tubercule élevé, comprimé latéralement et situé en position légèrement avancée ; sur le côté postéro-labial de ce tubercule se trouve une arête peu prononcée rejoignant le léger soulèvement du bord postérieur.

La dent MU 5092, interprétée comme étant une $P^2$, présente un contour faiblement triangulaire.

### 4. **Diacodexis** cf. **varleti** n. sp.

Les restes de *Diacodexis* identifiés à Sézanne-Broyes (= *Protodichobune* sp. de petite taille ; *in* Louis, 1970) et à Saint-Agnan sont très proches morphologiquement du *D. varleti* de Condé-en-Brie. Bien que n'étant pas tout à fait de même âge (Saint-Agnan est certainement plus ancien que Sézanne-Broyes), ces restes de *Diacodexis* seront, pour raison de commodité, assimilés à une seule et même forme et décrits sous le nom de *Diacodexis* cf. *varleti*. Les caractères de cet animal (présence de crêtes accessoires aux coules des molaires supérieures, position du paraconide, et développement de l'entoconide aux molaires inférieures) indiquent bien qu'il s'agit d'une forme plus progressive que l'espèce *varleti* de Condé.

A ce *Diacodexis* cf. *varleti* sont également assimilés quelques documents des gisements de Cuis, de Grauves et de Mancy situés dans la formation des Sables à Unios et Térédines. S'il est aisé de distinguer parmi les restes de Dichobunidés de Cuis et de Grauves les molaires inférieures de ce *Diacodexis*, il en est tout autrement pour les molaires supérieures. A Cuis ou à Grauves certaines molaires ressemblent bien à des molaires de *Diacodexis*, mais leurs dimensions élevées et leurs tubercules bunodontes les éloignent des molaires du *Diacodexis* de Sézanne-Broyes et de Saint-Agnan. D'autre part, la documentation abondante du gisement de Grauves permet de montrer que ces spécimens correspondent à une variation morphologique au sein de la population de *Protodichobune oweni*, explicable par une réminiscence de caractères ancestraux. Cette variation a été qualifiée de type diacodexide.

La documentation étudiée montre en effet que *Protodichobune*, classiquement connu sous son cachet bunodonte, est issu d'un *Diacodexis*. La présence des deux formes à caractères identiques mais de taille différente à Saint-Agnan implique nécessairement que *Protodichobune* est issu d'un *Diacodexis* un peu plus ancien que le *Diacodexis* cf. *varleti* représenté dans ce gisement, sans doute proche de l'espèce *D. varleti* de Condé-en-Brie. Un processus identique est invoqué, d'ailleurs, pour expliquer l'origine du genre *Annelasia* à partir de *Protodichobune* dans les niveaux des Sables à Unios et Térédines.

L'étude morphologique de ce *Diacodexis* nommé pour l'instant *D.* cf. *varleti* sera traitée en deux parties. Dans la première, on insistera sur la variabilité au sein des populations parfaitement représentatives recueillies à Sézanne-Broyes et à Saint-Agnan ; dans la deuxième, seront étudiés les restes plus hétérogènes de *Diacodexis* des gisements de Cuis, de Grauves et de Mancy.

Matériel attribué : **Saint-Agnan** : 6 molaires supérieures ; 11 molaires inférieures dont 5 $M_3$. — **Sézanne-Broyes** : 7 molaires supérieures ; 5 molaires inférieures dont 2 $M_3$. — **Cuis** : talonide de $M_3$ ; 4 molaires inférieures dont 1 $M_3$. — **Mancy** : $DP^3$. — **Grauves** : 3 $M_3$ ; 2 talonides incomplets de $M_3$ ; 3 molaires inférieures ; ? $P_2$ ; $P^4$.

Dimensions (en mm) (cf. tabl. II et fig. 6). — **Saint-Agnan** : *Dents supérieures* : $M^1$ : SA-580-L, 3,7 × 4,2 ; SA-570-L, 3,7 × 4,4 ; SA-559-L, 3,7 × 4,8. $M^2$ : SA-569-L, 3,9 × 5,2 ; SA-554-L, 3,9 × 5,0. $M^3$ : SA-557-L, 3,5 × 4,8. *Dents inférieures* : $M_1$ : SA-571-L, 3,8 × 2,5 ; SA-553-L, 4,0 × 3,0. $M_2$ : SA-574-L, 4,2 × 3,0 ; SA-563-L, 3,7 × 2,5 ; SA-552-L, 4,5 × 3, 3 ; SA-579-L, 4,0 × 2,8. $M_3$ : SA-567-L, 4,2 × 2,5 ; SA-578-L, 4,4 × 2,4 ; SA-565-L, 5,0 × 3,1 ; SA-564-L, 5,0 × 3,0 ; SA-558-L, 4,5 × 3,0. — **Sézanne-Broyes** : *Dents supérieures* : $M^1$ : SZ-121-L, 3,6 × 4,8 ; SZ-138-L, 4,2 × 5,5 ; SZ-140-L, 3,8 × ?. $M^2$ : SZ-141-L, 4,0 × 5,3 ; SZ-137-L, 4,2 × 5,4. $M^3$ : SZ-134-L, 3,9 × 4,8 ; SZ-142-L, 4,0 × 4,1. *Dents inférieures* : $M_1$ : SZ-128-L, 4,0 × 3,5 ; SZ-129-L, 4,1 × 3,3.

$M_2$ : SZ-130-L, 4,4 × 3,0. $M_3$ : SZ-134-L, 4,5 × 2,8 ; SZ-135-L, 4,6 × 2,8. — **Cuis** : *M. inf.* : Cuis 5 DE, 5 × 3,4 ; Cuis 11 DE, 4,6 × 3,0. $M_2$ : moulage (coll. Collier), 4,3 × 3,3. $M_3$ : Cuis 14724, 4,3 × 2,6. — **Mancy** : $DP^3$ : moulage (coll. Collier), 3,7 × 4,0. — **Grauves** : $M_3$ : GR 7485, 5,0 × 2,6 ; GR 161 L, 5,0 × 2,9 ; GR 207, 4,8 × 2,5. $M_1$ : GR 7748, 3,5 × 2,9. $M_2$ : GR 7629, 4,5 × 3,4. $P_4$ : GR 126 L, 4,1 × 5,0, *M. inf.* : GR 131 L, 4,2 × 5,0. $P^4$ : GR 811, 4,4 × 4,6.

### *Diacodexis* de Sézanne-Broyes et de Saint-Agnan

Les molaires du *Diacodexis* de Saint-Agnan ont des dimensions s'intégrant dans les limites de variation des spécimens de Condé-en-Brie. Comme chez *D. varleti*, les molaires supérieures sont triangulaires mais légèrement plus élargies du côté lingual, ceci pour la totalité du matériel disponible. Excepté sur le spécimen SA-580-L, qui présente un angle parastylaire saillant et anguleux, toutes les molaires de Saint-Agnan montrent des contours arrondis. Les tubercules externes sont coniques, aigus, bien carénés et l'importance du paracône est à peine supérieure à celle du métacône. Ces deux tubercules sont proches du bord de la dent (SA-599-L) ou, au contraire, plus détachés de ce bord (SA-569-L). Le protocône est toujours incliné vers les tubercules externes. On peut observer une crête postérieure du paraconule sur un seul spécimen (SA-580-L) alors que la crête antérieure du métaconule est présente sur trois des six molaires supérieures du gisement.

Tableau II. — Variabilité des dents chez *Diacodexis* cf. *varleti* n. sp. de Sézanne-Broyes et Saint-Agnan (cf. tabl. I).

| | | N | V.L. | M | S | VAR. |
|---|---|---|---|---|---|---|
| M1/ | L | 6 | 3.6 - 4.2 | 3.78 | 0.213 | 3.5 |
| | 1 | 6 | 4.2 - 5.5 | 4.74 | 0.497 | 8.28 |
| M2/ | L | 4 | 3.9 - 4.2 | 4 | 0.141 | 3.52 |
| | 1 | 4 | 5 - 5.4 | 5.22 | 0.170 | 4.25 |
| M3/ | L | 3 | 3.5 - 4 | 3.84 | 0.264 | 8.8 |
| | 1 | 3 | 4.1 - 4.8 | 4.56 | 0.404 | 13.4 |
| M/1 | L | 4 | 3.8 - 4.1 | 4.04 | 0.079 | 1.75 |
| | 1 | 4 | 2.5 - 3.5 | 3.07 | 0.434 | 10.75 |
| M/2 | L | 5 | 3.7 - 4.5 | 4.16 | 0.320 | 6.4 |
| | 1 | 5 | 2.5 - 3.3 | 2.92 | 0.294 | 5.8 |
| M/3 | L | 7 | 4.2 - 5 | 4.6 | 0.300 | 4.28 |
| | 1 | 7 | 2.4 - 3.1 | 2.8 | 0.264 | 3.71 |

Les molaires supérieures du *Diacodexis* de Sézanne-Broyes sont à peine plus grandes que celles du *D. varleti* de Condé-en-Brie (fig. 6). Bien que ressemblant à celles de Saint-Agnan, on constate que trois des six molaires observées présentent un contour lingual

régulièrement arrondi, conséquence d'un moindre développement antéro-postérieur dans cette partie de la dent. La crête antérieure du paraconule est présente sur trois spécimens (un seul à Saint-Agnan) et la crête antérieure du métaconule sur la totalité des échantillons. Ces caractères, dont l'acquisition correspond à une tendance générale développée au cours de l'évolution de cette lignée, sont donc, autant que permet de l'apprécier ce matériel,

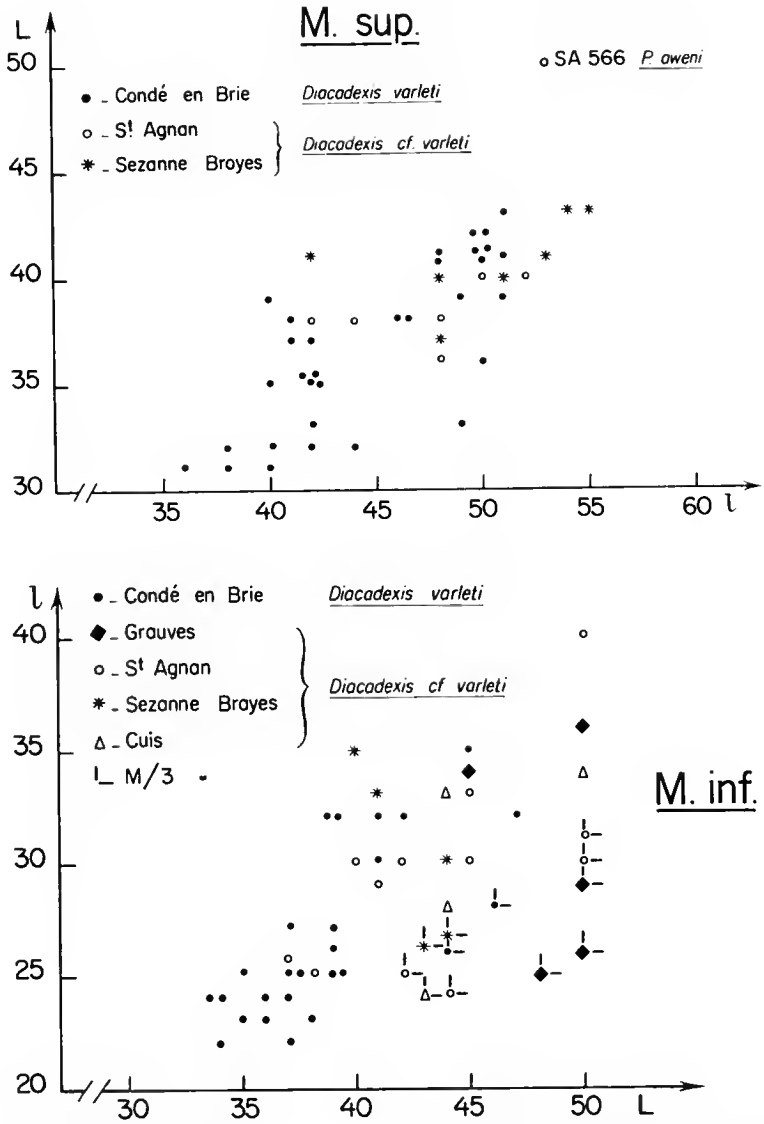


Fig. 6. — Diagrammes de dispersion établis d'après les dimensions (longueur, largeur en mm) des molaires de *Diacodexis varleti* n. sp. de Condé-en-Brie et du *Diacodexis* cf. *varleti* de Grauves, Saint-Agnan, Sézanne-Broyes et Cuis.

plus fréquemment rencontrés dans la population de Sézanne-Broyes. Ceci semble signifier que Sézanne-Broyes est un peu plus jeune que Saint-Agnan, les deux localités documentant la période précédent immédiatement le dépôt de la formation des Sables à Unios et Térédines.

A Sézanne-Broyes et à Saint-Agnan ont été identifiées des $M^3$ assez singulières ; la $M^3$ SA-557-L de Saint-Agnan est très dilatée antéro-postérieurement du côté lingual ; le métacône est plus faible que le paracône, mais contrairement à ce que l'on observe généralement sur les $M_3$, son bord labial est très peu oblique par rapport à l'axe transversal de la dent ; le cingulum antérieur est peu épaissi et le cingulum postérieur de faible étendue porte deux pointements tuberculés.

La $M^3$ SZ-134-L est au contraire franchement triangulaire en raison du rétrécissement lingual, mais son bord labial est perpendiculaire à l'axe transverse de la dent.

Les molaires inférieures du *Diacodexis* de Sézanne-Broyes et Saint-Agnan sont un peu différentes de celles du *D. varleti*. Le paraconide est présent mais réduit et rapproché du métaconide, et le protolophide est profondément échancré en son milieu sur la totalité des spécimens des deux gisements. Les observations les plus intéressantes concernent le talonide, et plus précisément l'entoconide. Cet entoconide est notablement plus développé et aussi un peu plus avancé sur les molaires de Saint-Agnan et de Sézanne-Broyes que sur celles de Condé-en-Brie ; il est bien caréné à l'avant, et l'entocristide tend à réduire l'ouverture linguale du talonide. Il est aussi plus étalé vers l'axe de la dent et nettement détaché — sauf exception (SA-554-L) — de l'hypoconulide. Ce tubercule bien développé est parfois relié à l'hypoconide par une postcristide. Le cingulum postéro-labial est toujours très épais aussi bien sur les molaires de Saint-Agnan que sur celles de Sézanne-Broyes. Les $M_3$ de ces deux gisements sont identiques à celles de Condé-en-Brie dans la configuration de l'hypoconulide, celui-ci étant saillant et monotuberculé.

On peut aussi remarquer à propos du *Diacodexis* de Saint-Agnan que les dimensions des dents sont moins franchement groupées que celles du *D. varleti* de Condé. La dispersion des valeurs permet cependant d'imaginer que le rapport entre les dimensions des $M_1$ et des $M_2$ de ce *Diacodexis* est à peu près de même ordre que celui que l'on observe pour l'espèce de Condé-en-Brie.

Deux $M_3$ de Saint-Agnan diffèrent par leur forme, leur taille, et le type de relations entre l'hypoconulide et l'hypoconide. Sur la $M_3$ SA-554-L le trigonide, plus large que le talonide, porte un paraconide réduit. La $M_3$ SA-567-L, nettement plus petite que la précédente (4,2 × 2,5 contre 5 × 3), est très étroite et d'égale largeur à l'avant et à l'arrière, une très forte constriction médiane marquant la séparation du trigonide et du talonide. D'autre part, il existe sur cette dent, depuis l'hypoconulide monocuspidé et parallèlement aux deux segments cingulaires latéraux, une arête dirigée vers l'hypoconide. Des variations du même type existent entre les $M_3$ SEZ-134-L et SEZ-135-L mais celles-ci sont moins évidentes et concernent principalement le paraconide et la position de l'entoconide. Le premier de ces spécimens a un paraconide en surplomb sur le bord antérieur et un entoconide très reculé ; sur le deuxième (SEZ-135-L), cet entoconide est plus avancé et le paraconide est absent. Les dimensions de ces $M_3$ correspondent plutôt aux valeurs fortes de l'espèce de Condé-en-Brie.

*Diacodexis* **de Cuis, de Grauves et de Mancy**

Les molaires inférieures identifiées à Cuis ($M_1$ ou $M_2$, Cuis 5 DE ou moulage coll. Collier) sont légèrement plus grandes que leurs homologues de Sézanne-Broyes ou de Saint-Agnan. Les spécimens Cuis 5 DE et Cuis 11 DE, légèrement plus étroits au niveau du trigonide, portent un paraconide important, vertical et bien détaché du métaconide ; l'entoconide très postérieur, vertical et bien développé porte, à l'avant, une entocristide prononcée.

L'hypoconulide qui occupe une position plutôt linguale est d'importance variable ; il est très puissant sur Cuis 11 DE. La molaire Cuis 5 DE porte également un fort bourrelet au niveau de la vallée transverse.

La $M_3$ Cuis 14724, de dimensions très réduites, ne porte aucun paraconide et son hypoconulide monocuspide forme un relief assez peu saillant à l'arrière.

Une dent supérieure de Mancy est interprétée comme une $DP^3$ de *Diacodexis* (moulage coll. Collier). Elle est de très petite taille, de forme triangulaire, et à peu près symétrique par rapport au plan axial. Le métacône moins puissant que le paracône est aussi plus comprimé transversalement. Le protocône est fortement incliné vers ses vis-à-vis et le cingulum interne est puissant et régulier.

Bien qu'ayant un cachet diacodexide, la molaire supérieure MA 14720 doit être associée aux molaires inférieures MA 3 DE et MA 11 DE du *Protodichobune oweni*. Cette molaire supérieure est plus grande que celle du *Diacodexis* de Sézanne-Broyes et ses tubercules sont plus bas et plus arrondis (voir observations au sujet de *Protodichobune*). L'hétérogénéité et l'âge différents des échantillons rapportés à *Diacodexis* cf. *varleti* permettent de considérer ce taxon comme une unité systématique que l'on sera très probablement amené à scinder dans un proche avenir.

C'est probablement auprès d'une forme de ce type qu'il faut rechercher l'origine des genres *Mouillacitherium* et *Hyperdichobune*, formes de petite taille rencontrées au cours (*Hyperdichobune*) ou à la partie terminale (*Mouillacitherium*) du Lutétien, ayant en commun le fait d'avoir des molaires supérieures aux tubercules extrêmement aigus et un lobe postérieur à trois tubercules (avec hypocône) ; Viret (1961) a même envisagé qu'*Hyperdichobune* aurait pu avoir un régime insectivore. L'apparition de ces genres correspond à deux tendances développées à partir d'un petit *Diacodexis*, *Mouillacitherium* ayant gardé une $P^4$ simple, *Hyperdichobune* ayant acquis une $P^4$ molariforme (partiellement molariforme, chez la plus ancienne espèce connue, *H. hammeli* de Bouxwiller ; Sudre, 1978 : 37). Ces genres se poursuivront ensuite durant l'Éocène supérieur pour s'éteindre immédiatement avant la Grande Coupure.

### 5. **Diacodexis** indet. de Kyson et Abbey Wood
(Fig. 7)

Forster Cooper (1932), Simpson (1925 : 201), puis tout récemment Hooker (1980) ont signalé l'existence du genre *Protodichobune* dans le gisement sparnacien d'Abbey Wood. Le genre est également cité dans la localité plus ancienne de Kyson (*Protodichobune* sp. 2, *in* Hooker *op. cit.*).

La présence de *Protodichobune* dans ces deux localités d'âge sparnacien peut surprendre

dans la mesure où ce genre est connu seulement dans les gisements du Bassin de Paris correspondant à la période la plus tardive de l'Éocène inférieur (Cuisien supérieur). Les échantillons identifiés, insuffisants (une molaire supérieure dans chacun des gisements considérés) et atypiques par leur morphologie, ne permettent pas d'envisager l'éventualité d'une différenciation précoce du genre *Protodichobune* sur le territoire anglais ; aussi seront-ils attribués ici au genre *Diacodexis*.

### *Diacodexis* indet. d'Abbey Wood
(Fig. 7 a)

Le seul fossile connu consiste en un fragment de maxillaire portant la $M^3$ contiguë à la $M^2$ cassée du côté interne (BMNH 5141). Ces dents diffèrent des molaires du *Diacodexis gazini* de Rians et du *Diacodexis* sp. de Dormaal par des dimensions sensiblement plus fortes ($M^2$ : 4,6 × ? ; $M^3$ : 4 × 5,3), des contours moins anguleux et la présence d'un cingulum externe assez peu exprimé. De plus, le paracône porte sur son flanc lingual une arête dirigée vers le paraconule (bien matérialisé sur $M^2$, faiblement sur $M^3$). Sur $M^2$, la postparacrête et la crête antérieure du métaconule sont assez accusées.

Par ses proportions et sa physionomie générale, cette $M^3$ se rapprochait de certaines molaires du *Diacodexis varleti* de Condé-en-Brie, ou même de la molaire incomplète d'Avenay AV 56 rapportée à la même espèce et sur laquelle le métaconule se présente comme un repli d'émail allongé. L'assimilation du spécimen d'Abbey Wood avec *D. varleti* serait d'ailleurs tout à fait compatible avec l'âge fixé pour ce gisement (Hooker, 1980). Il n'est pourtant pas possible pour l'instant d'envisager cette interprétation en raison des fortes dimensions du spécimen. En ce qui concerne la $M^3$, ses dimensions sont très franchement supérieures à celles des $M^3$ identifiées dans la population bien représentative du *Diacodexis* de Condé-en-Brie. Il est donc préférable pour l'instant de distinguer le *Diacodexis* d'Abbey Wood avant que ne soit connue plus précisément sa variabilité.

### *Diacodexis* indet. de Kyson
(Fig. 7 b)

La localité de Kyson (Suffolk Pebble beds), dont la faune est voisine de celle de Dormaal, a livré une unique molaire supérieure de Dichobunidae (BMNH 14110, *Protodichobune* sp., *in* Hooker, 1980).

La hauteur des tubercules, ainsi que les faibles dimensions (3,8 × 5,5) de cette dent qui, en raison de l'obliquité de son bord labial, doit être interprétée comme une $M^3$, suggèrent des affinités avec un *Diacodexis* primitif. La situation rapprochée du paracône et du métacône, la relative bunodontie de ces tubercules, la présence d'un métaconule fort déporté à l'arrière, confèrent toutefois au spécimen BMNH 14110 un cachet atypique relativement aux molaires des autres *Diacodexis* sparnaciens. Il paraît dès lors prématuré de fixer précisément le statut de ce fossile.

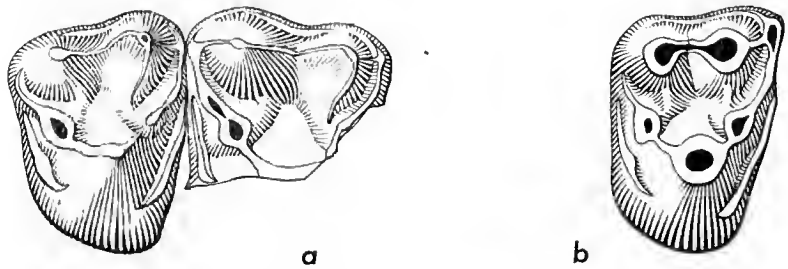


Fig. 7. — *Diacodexis* indéterminés de Kyson et Abbey Wood : a, fragment de maxillaire droit avec $M^2$ cassée et $M^3$, BMNH 5141 (Br. Mus. Nat. Hist.) ; Abbey Wood ; b, $M^3$ droite, BMNH 14110 (Br. Mus. Nat. Hist.) ; Kyson.

## 6. **Diacodexis** sp. indet. des gisements d'Espagne (Fig. 8)

Le genre *Diacodexis* est identifié pour la première fois en Espagne dans les gisements cuisiens de Los Badies, de La Roca (El Pueyo 1), de Monderoda, (Bassin de l'Isabena) ainsi qu'à Los Paleres (Bassin de Ager).

Il est probablement représenté aussi dans le gisement de Corsa III (Bassin de Ager) considéré comme étant d'âge Lutétien inférieur ; c'est pour le moment la seule localité européenne de cet âge dans laquelle le genre *Diacodexis* a pu être identifié.

### Los Badies

Matériel : Fragment de mandibule avec $M_1$-$M_2$ (IPS 1487) ; fragment de mandibule avec $M_1$-$M_2$ (IPS 1824).

Ces molaires sont, par leurs caractères (trigonide plus haut, mais aussi long que le talonide, présence du cingulum antérieur, métaconide très élevé accolé à un paraconide réduit, hypoconide supportant deux crêtes en V, entoconide arrondi plus réduit et situé en retrait, hypoconulide bien développé proche de l'entoconide), voisines de celles qui ont été décrites dans les gisements de l'Éocène inférieur du Bassin de Paris. Elles s'individualisent toutefois par la forme du métaconide — ce tubercule étant assez franchement caréné sur le bord externe de sa face postérieure — et par la force de l'hypoconulide.

$M_2$ est, de plus, de taille identique à $M_1$ et leur paraconide est de même importance.

On peut envisager l'appartenance à ce *Diacodexis* du fragment mandibulaire portant $M_1$-$M_2$ IPS 1824 ; ces dents très usées ne permettent aucune observation précise, mais leurs dimensions sont identiques à celles des molaires IPS 1487. Le genre *Mixtotherium*, auquel cet échantillon aurait préalablement été rapporté (*M.* cf. *infans* Stehlin ; *in* Golpe, 1972 : 98), n'a encore jamais été identifié antérieurement à l'Auversien basal (Egerkingen).

Dimensions (en mm) : IPS 1487 : $M_1$, 4,2 × 3,1 ; $M_2$, 4,1 × 3,2. IPS 1824 : $M_1$-$M_2$, L 8,4.

**La Roca (El Pueyo 1)**

Matériel : Fragment de mandibule avec $M_2$-$M_3$ (IPS 1476) ; fragment de mandibule avec $M_1$ (IPS 1475).

Ces molaires sont morphologiquement voisines de celles de Los Badies ; on retrouve en particulier un paraconide accolé au métaconide sur chacune de ces dents et un entoconide réduit et postérieur. La $M_2$ de la mandibule IPS 1476 a, en revanche, des dimensions relativement fortes et son talonide est à peine plus large que le trigonide. Sur $M_3$, l'hypoconulide monocuspide ne forme à l'arrière qu'un relief assez peu saillant.

Sur la $M_1$ IPS 1475, dont les dimensions sont comparables avec celles du spécimen IPS 1487 de Los Badies, le paraconide est plus nettement détaché du métaconide (malgré la coalescence de ces deux tubercules), celui-ci étant en outre bien caréné à l'arrière.

Dimensions (en mm) : IPS 1476 : $M_2$, 5 × 3,2 ; $M_3$, 5,2 × 3,5. IPS 1475 : $M_1$, 4 × 2,5.

**Monderoda**

Matériel : $M_2$ (IPS 1478).

Cette dent (fig. 8 b) est pratiquement identique à la $M_2$ de Sézanne-Broyes attribuée à *Diacodexis* cf. *varleti*. On note en particulier que le trigonide est plus élevé que le talonide, que le paraconide est présent, et que l'entoconide modérément développé est très postérieur. L'hypoconulide est ici assez peu puissant.

Dimensions (en mm) : IPS 1478 : $M^2$, 4 × 2,7.

Fig. 8. — a, *Diacodexis* indet. ; $M^1$ (ou $M^2$) droite (coll. Inst. Pal. Sabadell, Los Saleres) ; b, *Diacodexis* indet., $M_1$ (ou $M_2$) droite ; IPS 1478 (Inst. Pal. Sabadell, Monderoda).

**Los Saleres**

Une molaire supérieure du gisement cuisien de Los Saleres a été interprétée comme une $M^2$ du Primate Adapidé *Agerinia roselli* (Crusafont *et al.*, 1975, pl. fig. 1). Par son aspect général, et surtout par le fait que les crêtes préparaconule et postmétaconule sont reliées aux angles antéro- et postéro-externes de la dent, celle-ci se rapproche incontestablement d'un type primitif de Dichobunidé (Gingerich *in verb.*). D'après ses dimensions (4,7 ×

5,5), ce spécimen pourrait assez facilement être associé aux molaires de Grauves GR 131 L et GR 10014 qualifiées de type diacodexide, et rapportées à *Protodichobune oweni*.

Une autre molaire supérieure (fig. 8 a) des collections de l'Institut de Paléontologie de Sabadell, qui proviendrait également de Los Saleres, doit en revanche être rapportée au genre *Diacodexis*. Ses dimensions très faibles (3,1 × 4), qui interdisent toute assimilation avec la forme précédente, se rapprocheraient plutôt de celles du *Diacodexis gazini* de Rians. Cette molaire diffère cependant de la molaire RI. 168 de Rians par la présence d'un parastyle, par des tubercules externes plus franchement carénés, et une plus grande élévation du protocône, celui-ci étant pour cette raison plus incliné vers le paracône et le métacône ; il s'ensuit que le paraconule et le métaconule sont plus proches de la partie basale des tubercules externes que sur la molaire de Rians. Ces conules portent également des crêtes accessoires assez bien matérialisées (crête prémétaconule surtout).

**Corsa III**

Matériel : Mandibule droite avec le talonide de $M_2$ et la $M_3$ (IPS 1484).

Cet échantillon a été identifié comme un Dichobunidé, mais il a été successivement rapporté à des genres plus modernes que *Diacodexis* (cf. *Dichobune langi*, *in* Crusafont, 1967 ; *Mouillacitherium* sp., *in* Golpe, 1972 : 95 ; *Mouillacitherium* sp., *in* Golpe, 1974 : 6).

D'après la différence de hauteur entre le trigonide et le talonide, cette dent présente un cachet manifestement archaïque voisin de celui de *Diacodexis*, difficilement compatible avec la morphologie des molaires du genre Lutétien *Hyperdichobune* (Sudre, 1978). De même, il ne peut s'agir de *Mouillacitherium*, inconnu pour l'instant dans les niveaux plus anciens que l'Auversien basal (Egerkingen).

Malgré l'état d'usure du spécimen, il semble bien que celui-ci ne portait pas de paraconide ; l'entoconide est situé en retrait comme sur toutes les molaires de *Diacodexis* observées et l'hypoconulide forme un relief un peu plus important que sur la $M_3$ de la mandibule IPS 1746 de la Roca.

L'âge du gisement ne paraissant pas devoir être mis en cause, ce *Diacodexis* atteste, semble-t-il, l'existence tardive du groupe en Espagne.

Dimensions (en mm) : IPS 1484 : $M_3$, 5 × 3,2.

Si l'attribution de ces différents échantillons au genre *Diacodexis* ne fait aucun doute, la méconnaissance des molaires supérieures correspondantes interdit pour le moment toute attribution spécifique précise. Reflétant une assez bonne homogénéité de caractères, les dimensions de ces molaires sont parfaitement compatibles avec celles du *Diacodexis* cf. *varleti* cuisien. Ces spécimens ont cependant le mérite d'étendre à l'Espagne le domaine d'extension de ces *Diacodexis* européens, et de prouver que ce genre s'est maintenu au-delà de l'Éocène inférieur sur la péninsule ibérique. Aucun témoin de *Diacodexis* n'a encore été reconnu dans les faunes pourtant bien connues du Geiseltal, de Messel (Lutétien inférieur) ou de celle, immédiatement superposée, de Bouxwiller. Il est nécessaire toutefois que l'on dispose d'une documentation complémentaire pour connaître exactement le degré de parenté entre ces formes et les *Diacodexis* de l'Éocène inférieur du Bassin de Paris.

## B. — Genre **PROTODICHOBUNE** Lemoine, 1878

Le genre *Protodichobune* repose sur l'espèce *Protodichobune oweni* établie par Lemoine (1878 : 23, pl. III, fig. 6, 7) à partir d'une mandibule incomplète trouvée probablement dans la formation des Sables à Unios et Térédines des environs d'Épernay. Redécrivant cette pièce quelques années plus tard (Lemoine, 1891 : 287, pl. XI, fig. 132), l'auteur l'attribuait à une nouvelle espèce, *Protodichobune lyddekeri* (Lemoine, *op. cit.*, pl. XI, fig. 133), et donnait alors la liste des principaux caractères du genre *Protodichobune*.

Parmi le matériel de la faune agéienne, le type de *P. oweni* est parfaitement identifiable puisque c'est le seul spécimen d'Artiodactyle portant une série dentaire aussi complète ; il s'agit d'une mandibule avec la série $P_4$-$M_3$ correspondant aux figures de Lemoine (1891, pl. XI, fig. 132) et de Teilhard (1916-1921, pl. III, fig. 28) Cette pièce, qui originellement présentait la partie antérieure du corps mandibulaire avec les alvéoles des prémolaires, est à l'heure actuelle détériorée. Nous disposons maintenant de deux fragments, l'un (AL 5232) portant la série $P_4$-$M_3$, l'autre (AL 5233) avec les alvéoles des prémolaires. C'est bien sûr cet échantillon qui a permis à Teilhard (1916-1921 : 75) de préciser les détails de la denture antérieure de *Protodichobune*, et peut-être aussi le spécimen AL 5242, portant les alvéoles antérieurs, la $M_1$, la $M_2$ détériorée et la $M_3$.

Teilhard n'avait cependant qu'une vue fort imprécise de ce genre dans la mesure où : 1) il assimilait à la même forme la mandibule ayant permis à Lemoine de définir l'espèce *P. lyddekeri* ; 2) la connaissance des molaires supérieures de cette espèce *oweni* restait entachée d'une large part d'incertitude. Ces points sont aujourd'hui éclaircis grâce au matériel recueilli ces dernières années dans de nombreux gisements de l'Éocène inférieur. Nous savons maintenant que les molaires supérieures de *P. oweni* correspondent à un type morphologique bien précis ; elles sont de forme triangulaire et portent trois tubercules principaux bunodontes et deux tubercules intermédiaires. L'identification de l'espèce dans plusieurs localités bien datées chronologiquement permet également de connaître en partie la variabilité chez cette espèce *oweni*. Ainsi sommes-nous en mesure de proposer une nouvelle définition de cette espèce.

L'espèce *P. lyddekeri* qui provient des mêmes niveaux que la précédente a été définie par Lemoine à partir d'un fragment mandibulaire portant $M_1$-$M_3$ (Lemoine, 1981, pl. XI, fig. 133). Selon cet auteur (p. 288), ces molaires diffèrent de celles de *P. oweni* « non seulement dans la forme et la proportion des denticules mais encore dans leur ornementation ». Et l'on peut se demander d'ailleurs pourquoi la distinction entre les deux formes n'a pas été maintenue ; Teilhard qui déclarait (p. 75, remarque) ne pas avoir pu identifier le type de *P. lyddekeri* parmi les différents échantillons des collections agéiennes supposa que cette dénomination s'appliquait à une simple variété de l'espèce *P. oweni*, variété caractérisée par des molaires inférieures dépourvues de stylides. Peut-être l'échantillon était-il égaré à l'époque où Teilhard étudia ce matériel ? Il s'agit du spécimen AL 5236 des collections du Muséum national d'Histoire naturelle de Paris, celui-ci correspondant point pour point à l'échantillon décrit originellement par Lemoine. Sur la $M_3$ l'hypoconulide est détérioré

et l'on peut constater que celui-ci a été reconstitué hypothétiquement sur la figure 133 de Lemoine ; les molaires portent sur le flanc labial du protoconide un cingulum présentant de nombreuses boursouflures ; il semble cependant que le dessin de Lemoine ne traduise pas exactement les réelles caractéristiques du spécimen. Si ces boursouflures sont évidentes sur la pièce-type, elles sont plus atténuées que sur la reproduction correspondante produite par Lemoine.

Même si une certaine variabilité caractérise les quelques documents de la faune agéienne, on ne peut admettre que *P. lyddekeri* soit identifiable à *P. oweni* et qu'il s'agisse d'une simple variété de cette espèce.

Cette mandibule de « *P.* » *lyddekeri* à laquelle peuvent maintenant être associées des molaires supérieures recueillies dans les mêmes niveaux, appartient à un animal devant être considéré comme la souche probable de Dacrytheriidés lutétiens. Cet animal sera nommé *Cuisitherium* n. g. *lyddekeri* (Lemoine).

A propos des molaires supérieures de *Protodichobune* : Lemoine (1891, fig. 136-138) attribue au genre *Protodichobune* des molaires supérieures triangulaires, dépourvues d'hypocône. Ce sont probablement les mêmes spécimens qui sont repris ensuite par Teilhard (1916-1921, pl. III, 23-27, p. 76, fig. 36 A). Si ces molaires réalisent bien le type ancestral que Stehlin a imaginé pour les molaires supérieures d'Artiodactyles, on ne peut, suivant l'auteur, être sûr de leur attribution à *Protodichobune*, étant entendu que ce genre est uniquement défini d'après la mandibule-type de *P. oweni*. Et Teilhard envisage même que certaines des molaires attribuées par Lemoine à *Protoadapis* (Lemoine, 1891 : 281, pl. XI, fig. 75) puissent aussi représenter (malgré leur taille un peu faible) la vraie denture supérieure de *Protodichobune*, leurs caractères (bien qu'assez variables) reproduisant le dessin des molaires du Dichobunidé plus récent *Dichobune leporina*. Concluant toutefois à ce sujet, Teilhard convient que l'idée de Lemoine consistant à attribuer à *Protodichobune* les molaires dépourvues d'hypoconide reste, au moins provisoirement, la plus logique. S'il en est bien ainsi, *Protodichobune* devrait pouvoir être identifié selon cet auteur à *Diacodexis*. Cette assimilation reste pour le moins curieuse, car même si *Diacodexis* a des molaires présentant un plan identique, elles n'en sont pas moins très différentes par la forme des tubercules, leur aspect général et leur taille inférieure. Nous verrons, en effet, que les deux genres coexistent dans certaines localités de l'Éocène inférieur. Quant aux deux types de molaires figurés par Teilhard, le matériel recueilli ces dernières années sur de nombreux gisements de l'Éocène inférieur nous indique qu'ils appartiennent à des formes distinctes.

Les molaires triangulaires dépourvues d'hypocône doivent être rapportées à *Protodichobune oweni*. Les molaires plus quadrangulaires à métaconule postéro-interne (= hypocône) figurées par Teilhard (pl. III, fig. 7 et p. 76, fig. C et D) doivent être assimilées à l'espèce *lyddekeri* et correspondent à un type morphologique pouvant être considéré comme celui de la souche probable des Dacrytheriidés plus récents.

Plusieurs gisements français du Cuisien supérieur (Grauves, Cuis, Monthelon, Chavot, Mont-Bernon, Mancy et Mas de Gimel) ont livré des restes d'un grand Dichobunidé pouvant être rapproché ou assimilé à *P. oweni*. Il y a lieu cependant d'insister sur la variabilité de l'ensemble de la documentation et de donner les raisons qui nous ont amenés à distinguer dans ces niveaux une nouvelle espèce du genre *Aumelasia*, créé récemment pour un Dichobunidé lutétien de la région languedocienne (Sudre, 1980).

Les observations formulées portent presque exclusivement sur des molaires isolées.

En ce qui concerne les molaires supérieures, tous les intermédiaires existent entre des molaires se rapprochant du type *Diacodexis* par leur contour général et la forme des tubercules et des molaires plus grandes, à contours arrondis et tubercules extrêmement bunodontes, voisines de celles du genre *Aumelasia* (Sudre, *op. cit.*). Cette gradation dans les caractères ainsi que la non-évidence de l'existence de plusieurs lignées synchrones rendent particulièrement délicats les regroupements systématiques envisageables. L'unique population suffisamment représentative pouvant être assimilée sans aucune ambiguïté à l'espèce *P. oweni* est celle recueillie sur le gisement de Grauves. Si les caractères de certaines molaires (rares) du gisement permettent de démontrer que *Protodichobune* est bien issu du genre *Diacodexis*, la variabilité dimensionnelle des éléments du gisement reste modérée et tout à fait normale. Les molaires considérées comme étant de type diacodexide peuvent aisément être interprétées comme le résultat d'une reminiscence de caractères ancestraux, les nombreux spécimens du gisement expliquant ici la transition entre le type diacodexide et le type plus bunodonte caractérisant *Protodichobune* (tabl. III). La même constatation s'applique à quelques documents du gisement de Cuis qui nous montrent les deux extrêmes de la gradation considérée. Les molaires du gisement du Mas de Gimel sont identiques aux morphotypes bunodontes de Grauves et de Cuis.

Le problème est plus délicat si l'on tente d'assimiler à cette même espèce quelques molaires supérieures d'un grand Dichobunidé recueilli à Mont-Bernon et à Monthelon ; ces molaires correspondent bien au type bunodonte observé au sein de la population de Grauves mais leurs dimensions sont sensiblement plus fortes. Ce phénomène est plus net encore pour le grand Dichobunidé de Mancy, ses molaires supérieures montrant ici, et de façon évidente, la transition morphologique entre *P. oweni* et le Dichobunidé récemment décrit *Aumelasia gabineaudi* (Sudre, 1980). Le fait que la dentition inférieure de cet animal, connue d'après un spécimen de Mancy, soit bien différente de celle de *P. oweni* confirme l'existence du genre *Aumelasia* dans ces niveaux des Sables à Unios et Térédines. Pour cette forme plus primitive qu'*A. gabineaudi*, sera créée la nouvelle espèce *A. menieli* n. sp.

Ces différentes radiations, de *Protodichobune* à partir de *Diacodexis*, puis d'*Aumelasia* à partir de *Protodichobune*, tendraient à donner une vision ponctuelle des changements évolutifs. D'après le registre fossile, la différenciation de ces genres qui paraît avoir été un phénomène extrêmement rapide (juste avant le niveau de Saint-Agnan pour *Protodichobune*, aussitôt après pour *Aumelasia*) contraste avec la stabilité évolutive observée dans les lignées de *Diacodexis*. On est tenté de rapprocher ces apparitions avec les changements climatiques survenus au sommet de l'Éocène inférieur (courbe d'après Krutzsch, 1967, modifiée *in* Russell, 1975 : 39, fig. 2). Les structures nouvelles développées pourraient être liées à des processus adaptatifs en relation avec les modifications du milieu.

Diagnose : Animal de la taille d'un petit chien. Molaires supérieures triangulaires aux contours généralement arrondis sur lesquelles les bords de la couronne sont fortement convexes. Tubercules coniques mais bas. Paracône et métacône à peu près d'égale importance sur $M^1$ et $M^2$, éloignés du bord externe et ne présentant pratiquement aucune carène de liaison ; métacône réduit sur $M^3$, ceci étant en relation avec l'obliquité très marquée du bord labial sur cette dent. Conules puissants. Protocône fortement incliné vers les tubercules externes. Cingulums antérieur et postérieur puissants mais courts et ne franchissant pas le flanc lingual du protocône. Cingulum externe déterminant un large relief sur le flanc du paracône et du métacône. $M^2$, qui est la dent la plus importante de la série, porte parfois un mésostyle. Mandibule allongée, effilée à symphyse non soudée ; denture complète 3 I, 1 C, 4 P, 3 M ; dents en série continue sans diastème. $I_3$ presque aussi forte que C. C

cylindrique peu développée ; $P_1$ courte à une seule racine ; $P_2$ et $P_3$ plus allongées, à deux racines. $P_4$ simple, avec paraconide bien marqué, mais sans métaconide, porte un talon. Molaires de taille croissante vers l'arrière, bordées antérieurement par un cingulum ; trigonide à peine moins étendu que le talonide mais légèrement plus élevé que ce dernier. Métaconide volumineux, vertical, étendu vers l'avant ; paraconide souvent présent et plus ou moins bien séparé du métaconide ; protoconide moins important que le métaconide et fortement incliné vers ce tubercule. Les deux sont d'ailleurs reliés vers l'avant par une paracristide. Hypoconide volumineux, très oblique vers l'avant et vers le plan axial de la dent, portant des crêtes plus ou moins bien matérialisées. Entoconide en retrait, arrondi mais dilaté vers l'hypoconide, si bien qu'après usure peut apparaître une liaison directe entre les deux tubercules. Hypoconulide volumineux souvent à l'origine d'un segment cingulaire orienté labialement. Il existe fréquemment sur le flanc labial de la dent un bourrelet interlobaire (parfois tuberculé, mésostylide) dans le sillon séparant les parois du protoconide et de l'hypoconide.

Espèce-type par monotypie : *P. oweni* Lemoine, 1878.

## **Protodichobune oweni** Lemoine, 1878
(Fig. 10, 11, 12)

1878 — *Protodichobune oweni* Lemoine, p. 23, pl. III, fig. 6-7.
1891 — *Protodichobune oweni* : Lemoine, p. 287, pl. XI, fig. 132.
1906 — *Protodichobune* sp. : Stehlin, p. 668, fig. 93.
1916-1921 — *Protodichobune oweni* pars. : Teilhard, p. 75, fig. 36 A, pl. III, fig. 23, 24, 25, 27, 28.
1966 — *Protodichobune* pars. : Louis, p. 109 et tb.
1968 — *Protodichobune oweni* pars. : Russell, p. 293, tb.
1968 — *Protodichobune oweni* : Cappetta *et al.*, p. 46.
1970 — *Protodichobune oweni* : Hartenberger *et al.*, p. 135.
1970 — *Protodichobune oweni* : Louis, p. 56.
1971 — *Protodichobune* : Van Valen, p. 524.
1978 — *Protodichobune* : Sudre, p. 24.
1980 — *Protodichobune oweni* : Sudre, p. 205, fig. 1 A, B.

Diagnose : Celle du genre. Longueur $P_4$-$M_3$ (type), 24 mm.

Type de l'espèce : Mandibule avec $P_4$-$M_3$ et les alvéoles antérieures (Lemoine, 1878 : 23, pl. III, fig. 6, 7 ; Lemoine, 1891, pl. XI, fig. 132 ; Teilhard, 1916-1921, pl. III, fig. 28) : AI 5232, AI 5233, coll. MNHN, Paris. Cet échantillon, à l'heure actuelle détérioré, est constitué de deux fragments, l'un (AI 5232) portant la série $P_4$-$M_3$, l'autre (AI 5233) portant les alvéoles antérieurs des prémolaires.

Localité-type : Non précisée ; les spécimens ont été recueillis dans les couches à Unios et Térédines des environs d'Épernay (est du Bassin de Paris).

Autres localités : Cuis, Grauves, Chavot, Monthelon, Mas de Gimel, Saint-Agnan, Maney, Damery[1] ; Los Saleres ?

Distribution stratigraphique : Sommet de l'Éocène inférieur (Cuisien supérieur).

Matériel étudié : *Matériel de la faune agéienne* (coll. MNHN Paris) : AI 5232, fragment de mandibule avec $P_4$-$M_3$ (type de l'espèce) ; AI 5233, partie antérieure de la mandibule AI 5232, avec les alvéoles des prémolaires (Lemoine, 1891 ; 287, pl. XI, fig. 6, 7 ; Teilhard, 1916 : 21, pl. III, fig. 28) ; AI 5234, mandibule avec $M_2$-$M_3$ (Teilhard, 1916-1921, pl. III, fig. 22) ; AI 5235, fragment

1. *Protodichobune* a été signalé dans le Lutétien de Damery (Marne) mais la faune récoltée dans ce gisement est remaniée (Ginsburg *et al.*, 1967).

de mandibule avec $M_2$-$M_3$ (Teilhard, 1916-1921, pl. III, fig. 20) ; Al 5242, mandibule avec $M_1$-$M_2$ détériorée, $M_3$ et, à l'avant, les alvéoles de $P_4$-$P_3$-$P_2$ ; Al 5237, $M_3$ ; molaire supérieure gauche ? *Protodichobune* sp. (Teilhard, 1916-1921, pl. III, fig. 23) ; Al 5238, molaire supérieure ? *Protodichobune* sp. (Teilhard, 1916-1921, pl. III, fig. 27) ; molaire supérieure *Protodichobune* (Teilhard, 1916-1921 : 76, fig. A) ; astragale, *Protodichobune* sp. (Teilhard, 1916-1921, pl. III, fig. 24-25). — *Nouveau matériel* : **Cuis** : 2 molaires supérieures ; mandibule avec $M_2$-$M_3$. — **Chavot** : $M_1$-$M_2$. — **Mancy** : $M_1$ ; 2 $M_3$. — **Monthelon** : $M_{1-2}$ ; $M_3$ ; mandibule avec $P_4$-$M_3$ (Stehlin, 1906 : 668, fig. 93). —

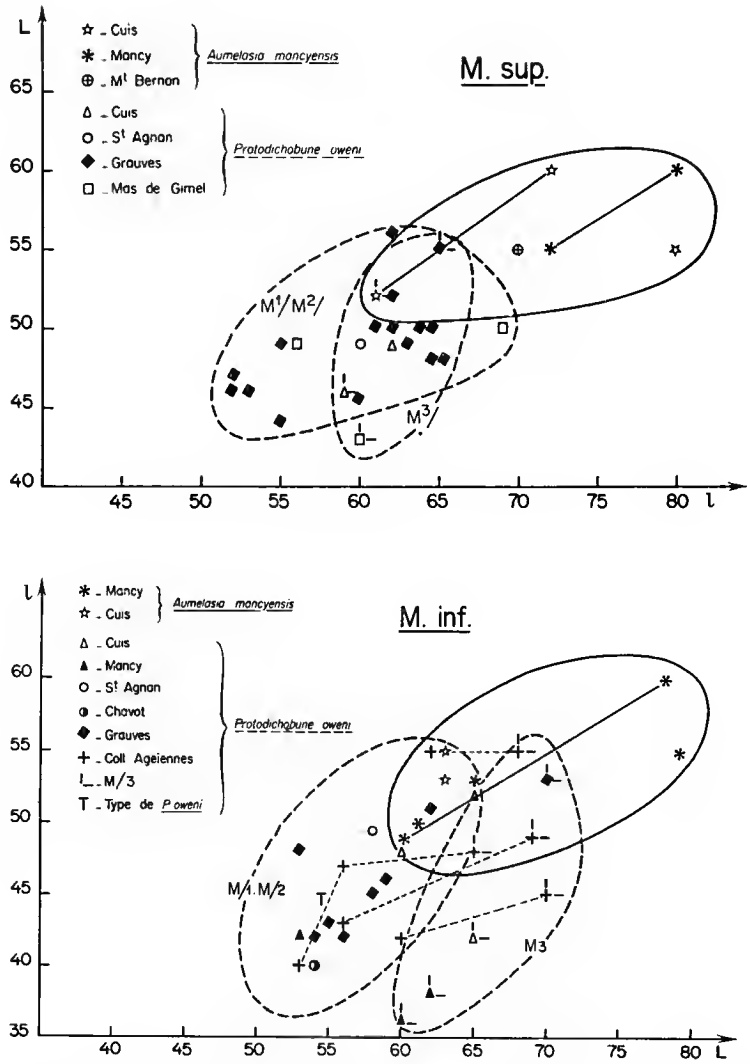


Fig. 9. — Diagrammes de dispersion établis d'après les dimensions (longueur, largeur en mm) des molaires de *Protodichobune oweni* Lemoine et *Aumelasia menieli* n. sp. Les traits relient les valeurs qui correspondent à des dents associées.

**Saint-Agnan** : $P^4$ ; $M^2$ ; $M_1$. — **Mas de Gimel** : 3 M supérieures (? $M^1$, $M^2$, $M^3$). — **Grauves** : 3 $DP^4$ ; 16 molaires supérieures dont 5 $M^3$ ; 7 $M_{1-2}$ ; mandibule avec $M_1$-$M_2$.

Dimensions (en mm) : **Collections agéiennes** (MNHN, Paris) : Al 5232 (type de *P. oweni*, fig. 11) : $P_4$ 4,7 × 3,4 ; $M_1$ 5,3 × 4 ; $M_2$ 5,6 × 4,7 ; $M_3$ 6,5 × 4,8 ; $P_4$-$M_3$ : 24 ; $M_1$-$M_3$ : 17,5 ; $M_2$-$M_3$ : 12,7. — Al 5234 : $M_2$ 6,2 × 5,5 ; $M_3$ 6,8 × 5,4. — Al 5235 : $M_2$ 6 × 4,2 ; $M_3$ 7 × 4,5. — Al 5242 : $M_1$ 5,6 × 4,3 ; $M_2$ ? × 5 ; $M_3$ 6,9 × 4,9 ; $M_1$-$M_3$ : 19 ; $M_2$-$M_3$ : 13. — Al 5237 : $M_3$ 6,3 × 4,5. — Al 5238 (Teilhard, pl. III, fig. 27) : $M^3$ 5,5 × 6,5 ; (Teilhard, p. 76, fig. A) : $M^{sup}$ 5,4 × 6,8, 4,6 × 5,6. — **Nouveau matériel** : *$DP^4$* Grauves : GR 7627 4,5 × 5,0 ; GR 10014 4,3 × 5,2 ; GR 131 L 4,2 × 5,0. — *$P^4$* Saint-Agnan : SA 573 4,1 × 5,0. — *$M^1$* (ou $M^2$) Mas de Gimel : MGL 6 4,9 × 5,5 ; Grauves : GR 121 L 4,8 × 6,5 ; GR 117 L 4,8 × 6,5 ; GR 117 L 5,2 × 6,2 ; GR 120 L 5,0 × 6,2 ; GR 7483 4,7 × 5,2 ; GR 7492 4,6 × 5,3 ; GR 7540 5,0 × 6,1 ; GR 7487 4,9 × 5,4 ; GR 130 L 5,6 × 6,2 ; Saint-Agnan : STA 566 L 4,9 × 6. — *$M^2$* Cuis : Cuis 169 L 4,9 × 6,2 ; Mas de Gimel : MGL 7 5,0 × 6,9 ; Grauves : GR 89 L 4,9 × 6,3 ; GR 7493 5,0 × 6,4. — *$M^3$* Cuis : Cuis 1 L 4,6 × 5,9 ; Mas de Gimel : MGL 27 4,3 × 6,0 ; Grauves : GR 76 (moulage) 5,5 × 6,5 ; GR 7490 4,6 × 5,2 ; GR 7489 5,0 × 6,4 ; GR 92 L 4,4 × 5,5 ; GR 7491 4,6 × 6,0. — *$P_4$* Grauves : GR 109 5,3 × 3,6. — *$M_{1-2}$* Chavot : Ch 1 ROB 5,4 × 4 ; Grauves : GR 134 L 5,9 × 4,6 ; GR 155 L 5,8 × 4,5 ; GR 118 L 6,2 × 5,2 ; GR 7496 5,6 × 4,2 ; GR 7490 5,8 × 5,0 ; GR 145 L 5,3 × 4,8 ; GR 132 L 5,4 × 4,2 ; GR 109 5,5 × 4,3 ; Saint-Agnan : STA 551 L 5,8 × 5 ; Mancy : MA 14718 5,3 × 4,2. — *$M_2$* Cuis : Cuis 4 L 6,0 × 4,8 ; Grauves : GR 109 6,5 × 5,2 ; Monthelon : Mt 9 L 6,0 × 4,9. — *$M_3$* Cuis : Cuis 4 L 6,5 × 4,2 ; Monthelon : Mt 12 L 7 × 5,3 ; Mancy : Ma 1 DE 6,2 × 3,8 ; MA 3 DE 6 ? × 3,6.

## Description de la denture

### Denture supérieure

Le nombre important de spécimens connus du gisement de Grauves permet d'apprécier la variabilité morphologique des molaires supérieures de *Protodichobune oweni*. Cet échantillonnage montre en effet une gradation de caractères entre des molaires (rares) de type diacodexide (à contours anguleux et tubercules aigus assez bien carénés) et des molaires aux tubercules beaucoup plus bunodontes. Les deux extrêmes de cette variation sont également connus parmi les quelques dents recueillies sur le gisement de Cuis. On insistera particulièrement sur les variations constatées au sein de la population de Grauves ; ensuite seront formulées les observations faites à partir des spécimens des autres localités.

#### *Variabilité des molaires supérieures*

**Spécimens de Grauves** (fig. 10 c-f)

S'il est en général aisé d'identifier la $M^3$, la distinction de $M^1$ et $M^2$ est plus aléatoire ; aussi, ce type de dent sera-t-il traité globalement.

La plupart des caractères de la dent — forme, degré de bunodontie des tubercules principaux, crêtes accessoires sur les tubercules intermédiaires, configuration des bords des molaires, mésostyle — sont intéressés par la variabilité. Dans un but de clarté, seront successivement énumérées les différentes structures concernées.

*Contour général des molaires*

La plupart des molaires sont triangulaires et présentent des contours arrondis (GR 120 L, GR 7790, GR 7490) ; le pincement lingual peut toutefois être variable ; aussi le spécimen GR 130 L est-il beaucoup plus dilaté dans cette région. Il est, en revanche, deux spécimens dont la forme plus quadrangulaire rappelle un type diacodexide modernisé (GR 7493, GR 89 L). Les $M^3$ ont une physionomie particulière dans la mesure où leur bord labial est très oblique, ceci étant en relation avec la réduction du métacône.

*Forme des bords*

Les bords antérieur et postérieur de ces molaires sont généralement convexes. Seule, la dent GR 7540 a un bord antérieur concave ; leur bord externe peut être rectiligne (GR 121 L, GR 156 L), convexe (sur $M^3$ GR 76), ou légèrement concave sur la majorité des spécimens.

*Paracône et métacône*

Sur $M^1$ et $M^2$ le paracône est à peu près équivalent du métacône (GR 89 L, GR 121 L). Comme nous l'avons signalé précédemment, le métacône est plus réduit que le paracône sur $M^3$ (GR 76, GR 92), ceci étant en relation avec l'obliquité plus (GR 76 L) ou moins (GR 92 L) accusée du bord labial.

Paracône et métacône sont arrondis, coniques, peu ou pas carénés, beaucoup plus bas et étalés à leur bases que sur les molaires de *Diacodexis*. Ainsi les sommets de ces tubercules se trouvent-ils généralement éloignés du bord labial. Quelques exceptions ($M^2$, GR 89 L ; $DP^4$, GR 131 L (fig. 10 d) indiquent cependant que ce phénomène n'est pas général. Le fait que ces molaires se rapprochent morphologiquement de celles de *Diacodexis* apporte ici la preuve que la morphologie bunodonte des tubercules chez *Protodichobune* a été acquise très rapidement à partir de molaires de ce type. Préparacrête et postparacrête sont, excepté sur quelques rares spécimens (GR 7492 ; GR 121 L), généralement mieux exprimés que les arêtes des flancs du métacône. Sur plusieurs échantillons, toutefois, ces crêtes sont inexistantes (GR 92 L, GR 7790).

*Le protocône*

Le protocône est habituellement volumineux mais plus ou moins pincé antéro-postérieurement, ce pincement étant bien sûr lié à la forme plus ou moins dilatée de la molaire. Ce protocône est central (majorité des spécimens), ou légèrement avancé (GR 7540). Cette dent est d'ailleurs la seule présentant une concavité assez nette du bord antérieur.

*Conules*

Paraconules et métaconules sont bien individualisés sur la préprotocrête et la postprotocrête, mais le paraconule est, comme sur les molaires supérieures de *Diacodexis*, un peu plus rapproché du protocône que le métaconule. Les crêtes préparaconule et postmétaconule qui rejoignent les angles antéro- et postéro-externes sont généralement absentes. Les deux sont toutefois visibles sur la $M^3$ GR 92 mais elles sont très peu étendues et atteignent seulement la base du paracône et du métacône ($M^3$ GR 92).

Tableau III. — Tableau synoptique des variations de caractères des molaires supérieures de *Protodichobune oweni* ; le type A correspond aux molaires possédant des tubercules bunodontes ; le type B aux molaires se rapprochant de *Diacodexis* (type diacodexide).

| Caractères | Type A | Type B |
|---|---|---|
| Forme | ovoïde à contours arrondis | plutôt trapézoïdale à contours plus anguleux |
| Bords de la couronne | fortement convexes | verticaux ou à peine convexes |
| Paracône et métacône | coniques, verticaux, bas, étalés à leur base ; éloignés du bord labial et pratiquement non carénés | coniques, verticaux, élevés, peu étalés ; proches du bord labial et reliés par une crête |
| Protocône | fortement incliné vers les tubercules externes | assez peu incliné vers les tubercules externes |
| Protolophe et métalophe | en V bien ouvert | en V bien plus fermé |
| Conules | proches du paracône et du métacône | éloignés du paracône |
| Paraconule | avec crête postérieure | avec crête postérieure |
| Métaconule | sans crête antérieure | avec crête antérieure |
| Parastyle | absent | parfois présent |
| Mésostyle | parfois très fort (sur $M^2$ en particulier) | absent |
| Cingulum externe | fort | plus faible |
| Cingulum antérieur | court et de relief modéré | étendu et de relief important |
| Cingulum postérieur | court et de relief modéré | très épais avec parfois hypocône rudimentaire |

*Les cingulums*

Les cingulums antérieur et postérieur déterminent habituellement des reliefs particulièrement accusés mais leur étendue est variable. Aussi sur le spécimen GR 121 L, le cingulum antérieur est dominant ; le phénomène est inverse sur la molaire GR 7487, mais dans ce cas le relief déterminé par le cingulum antérieur est particulièrement accusé. Le cingulum antérieur est pratiquement absent sur l'échantillon GR 7540 qui est le seul présentant une concavité particulièrement nette du bord antérieur. Ces cingulums ne franchissent pas le flanc lingual du protocône, mais un repli situé à hauteur des cingulums a pu être observé sur la $DP^4$ GR 7627.

Le cingulum externe détermine également des reliefs accusés au pied du paracône et du métacône. Sur la $M^3$ GR 76, le cingulum est toutefois absent au pied du métacône.

*Styles*

Les styles sont généralement absents. Seule la dent GR 131 L, qui pourrait être une $DP^4$, présente une région stylaire saillante dans l'angle antéro-externe.

Un seul spécimen porte un mésostyle, et celui-ci est extrêmement développé et parfaitement détaché de la ligne paracône-métacône (GR 156 L). Il s'ensuit que le bord labial

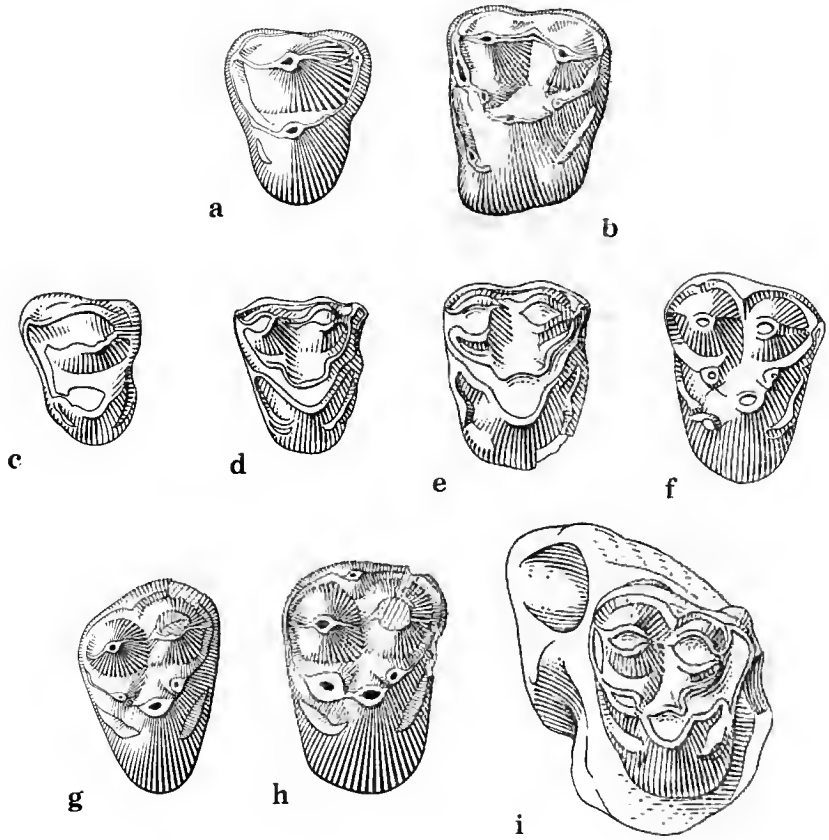


Fig. 10. — *Protodichobune oweni* Lemoine : a, $P^4$ gauche, Saint-Agnan 573 L ; b, $M^2$ droite, Saint-Agnan 566 L (coll. P. Louis) ; Saint-Agnan ; c, $P^4$ gauche GR 126 L ; d, $DP^4$ droite GR 131 L ; e, $M^2$ gauche, GR 130 L ; f, $M^1$ droite, GR 117 L (coll. P. Louis) ; Grauves ; g, $M^3$ droite, MGL 7 ; h, $M^2$ droite MGL 27 (coll. USTL Montpellier) ; Mas de Gimel ; i, $M^1$ droite AL 5238 (coll. MNHN, Paris ; fig. 27) ; probablement Sables à Unios et Térédines.

de cette dent est exagérément convexe : compte tenu de ce qui a pu être observé sur d'autres échantillons (en particulier de Cuis), ou même chez *Aumelasia* (Sudre, 1980), il semble bien que ce tubercule accessoire soit plutôt présent et bien développé sur les $M^2$ (celui-ci atteint même l'importance d'un véritable tubercule sur la $M^2$ d'*Aumelasia*).

**Autre matériel**

**Cuis**

La $M^2$ Cuis 169, par ses contours anguleux, rappelle le type diacodexide et se rapproche morphologiquement de la molaire GR 7493 ; paracône et métacône sont carénés, peu étalés à la base et proches du bord labial ; cette dent montre en outre des cingulums étendus, des crêtes postparaconule et prémétaconule ainsi qu'un renflement cingulaire dans la partie postéro-interne. Cette dernière remarque vaut également pour la $M^3$ Cuis 1 L sur laquelle le métacône est réduit par rapport au paracône.

**Saint-Agnan**

La molaire SA 566 L (fig. 10 b) présente pratiquement tous les caractères d'une molaire de *Diacodexis*, mais ses dimensions très franchement supérieures à celles de l'ensemble des autres molaires de Saint-Agnan excluent son appartenance à *Diacodexis* cf. *varleti*. Il s'agit tout simplement d'une molaire supérieure de *Protodichobune* de type diacodexide, probablement un peu plus primitive que les molaires correspondantes des gisements de Cuis ou de Grauves. Par sa forme encore trapézoïdale, ses tubercules élevés encore peu bunodontes, elle montre quelle était la physionomie des molaires supérieures des plus anciens *Protodichobune* et constitue une preuve permettant d'assurer que ce genre est issu de *Diacodexis*. Cette molaire SA 566 L peut être associée à la $M_1$ (ou $M_2$) caractéristique SA 551 L.

**Mas de Gimel**

Les trois molaires isolées connues du gisement languedocien du Mas de Gimel correspondent très certainement aux $M^1$, $M^2$, $M^3$ (fig. 10 g, h) du même animal, ces dents ayant été recueillies pratiquement ensemble dans la même lentille fossilifère. D'après ce qui est connu chez *Aumelasia*, ou un fragment de maxillaire du gisement de Cuis, $M^2$ est très certainement la dent la plus grande de la série (5 × 6,9).

$M^1$ se rapproche, pour la plupart de ses caractères, des spécimens de Grauves. Cette molaire porte un mésostyle modérément développé, sans pour cela avoir un bord lingual convexe. Le protocône est très incliné vers le paracône, et l'angle formé par le préprotocrête (bien exprimée) et la postprotocrête (mal exprimée) bien ouvert. Les cingulums peu étendus déterminent les reliefs importants, surtout le cingulum antérieur. Le cingulum postérieur n'est pas horizontal comme sur la plupart des échantillons, mais il remonte sur le flanc du protocône. $M^2$ plus massive (5 × 6,9) et plus dilatée lingualement (antéro-postérieurement) montre des cingulums peu étendus. $M^3$ correspond au même schéma, mais elle est plus petite et plus triangulaire ; le mésostyle est présent mais très réduit.

**Matériel des collections agéiennes** (fig. 10 i)

Les deux molaires figurées par Teilhard (pl. III, fig. 23 et pl. III, fig. 27) correspondent par le caractère bunodonte des tubercules au schéma classique des molaires de Grauves.

La molaire de la planche III, fig. 23, est probablement une $M^2$ ; le cingulum externe fort, qui épouse parfaitement le contour arrondi du paracône et du métacône, est dépourvu de mésostyle. Les crêtes postparaconule et prémétaconule sont à peine suggérées. Le cingulum antérieur est faible mais étendu ; le cingulum postérieur est court mais fort.

La molaire de la planche III, fig. 27, implantée sur un fragment de maxillaire, est une $M^3$. Elle est dissymétrique et relativement dilatée antéro-postérieurement au niveau du protocône. Le métacône est réduit par rapport au paracône et le cingulum externe supporte un mésostyle. Les crêtes postparaconule et prémétaconule sont mieux exprimées que sur le spécimen précédent. D'après la position et l'importance des alvéoles sur le fragment de maxillaire considéré, on peut conclure que la $M^2$ était de taille nettement supérieure à celle de $M^2$.

*Prémolaires*

La $P^3$ GR 7501 de Grauves est massive, globuleuse, de forme triangulaire, et présente un faible talon médio-interne. Cette dent est formée d'un volumineux tubercule central à muraille externe légèrement arrondie, portant une carène antéro-postérieure peu prononcée. Celle-ci atteint un faible denticule antérieur, d'où se détachent de courts segments cingulaires s'atténuant très rapidement sur les flancs du tubercule principal. Le talon interne n'est pas véritablement cuspidé mais porte seulement un soulèvement du cingulum postéro-interne. Ce cingulum franchit l'extrémité distale de la dent et s'atténue ensuite très rapidement sur le flanc du tubercule central. Par ses caractères cette dent est plus proche de la $P^3$ de *Diacodexis* (cf. *Diacodexis chacensis* Cope, n° 15671, *in* Sinclair, 1914 : 290, fig. 25) que de la très courte $P^3$ d'*Homacodon* (cf. *Homacodon vagans*, n° 12695, *in* Sinclair, 1914 : 286, fig. 20).

Il ne saurait être question de tirer des conclusions dans le degré de similitude de ces dents car sur un maxillaire du Wasatch de *Diacodexis chacensis* (AMNH 15671) la $P^3$ est relativement plus courte et plus développée transversalement que celle de *Protodichobune oweni*. On ne trouve en revanche aucun point de similitude entre cette $P^3$ et la $P^3$ du maxillaire n° 15673 du *Wasatchia dorseyana* de Gray Bull (Sinclair, 1914 : 269, fig. 2) qui est pratiquement dépourvue de talon postéro-interne ou mieux encore avec la $P^3$ du composite de La Barge (Univ. of Wyoming, n° 1777) décrit par Gazin (1962, pl. 7, fig. 2) sous le nom de *Hexacodus* cf. *pelodes*.

La $P^4$ SA 573 L (fig. 10 a) ressemble par sa forme générale et la morphologie de ses tubercules à la $P^4$ du cf. *Hexacodus pelodes* (Gazin, 1962, fig. 2) ; elle s'individualise cependant par sa région parastylaire saillante, par la présence à l'arrière d'un court cingulum et la disharmonie des crêtes du protocône, la postérieure seulement étant bien matérialisée.

## Denture inférieure

*Molaires*

**Matériel des collections agéiennes** (fig. 11, 12 A-D)

La connaissance de la partie antérieure de la denture est fondée principalement sur la mandibule type de l'espèce maintenant représentée par deux fragments (cf. *ante*). Bien

que certaines pièces de la faune agéicune n'aient jamais été décrites en détail, aucune n'apporte d'informations véritablement nouvelles méritant d'être ajoutées à la liste des caractères établie par Teilhard pour *Protodichobune* (Teilhard, *op. cit.*).

Nous décrirons brièvement ces pièces en insistant sur les variations observées et tenterons ensuite d'analyser la variabilité au sein de la population du gisement de Grauves.

*Al 5232, type de l'espèce* (fig. 11)

$P_4$, ovoïde, globuleuse, plus large à l'arrière qu'à l'avant, présente un fort tubercule central conique. La carène antérieure portée par ce tubercule rejoint un paralophide déporté

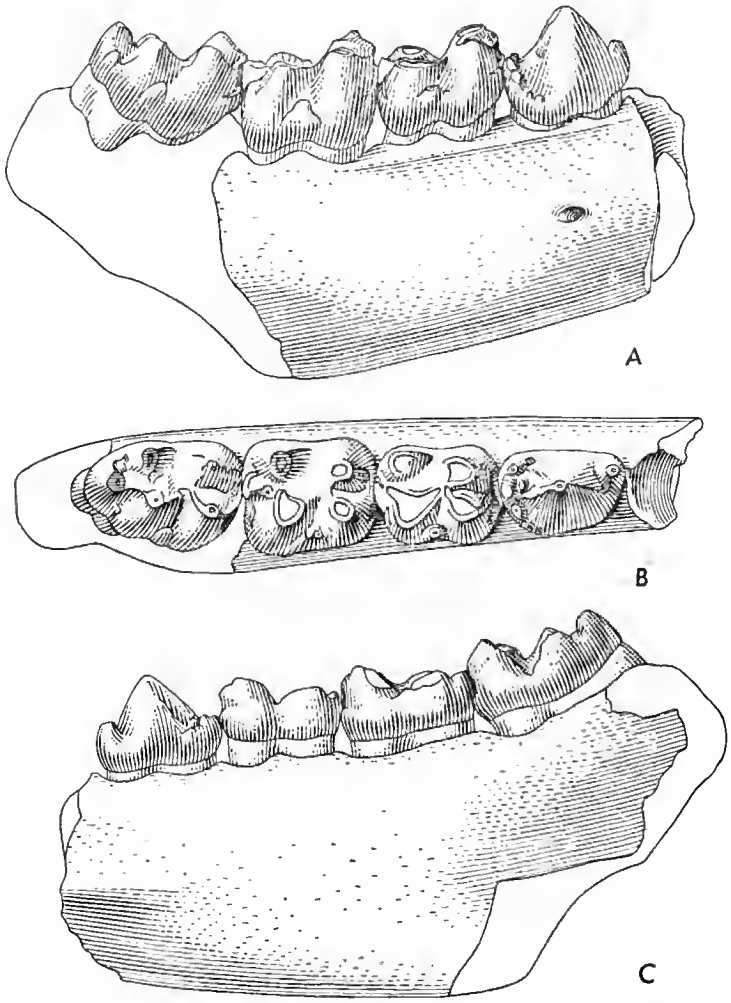


Fig. 11. — *Protodichobune oweni* Lemoine. Mandibule droite portant la série $P_4$-$M_3$ : Al 5232, type de l'espèce figurée *in* Teilhard de Chardin, 1916-1921, pl. III, fig. 28 (coll. MNHN, Paris) ; probablement Sables à Unios et Térédines : A, vue labiale ; B, vue occlusale ; C, vue linguale.

lingualement. La face postérieure du tubercule central est abrupte et vient s'appuyer sur une dépression limitée par le cingulum. Celui-ci, très épais, est relevé et présente deux très fortes boursouflures situées dans l'axe de la dent.

$M_1$ et $M_2$ sont rectangulaires, mais l'on note une très nette disproportion entre $M_1$ et $M_2$, cette dent étant la plus grande. Leur trigonide est à peu près l'équivalent du talonide, mais il est un peu plus élevé que ce dernier. Ces molaires sont très élargies à la base, du fait surtout de l'inclinaison des tubercules externes, protoconide et hypoconide. Sur le trigonide, le métaconide, très fort et arrondi, supporte à l'avant un faible paraconide ; celui-ci est mieux matérialisé sur $M_1$ que sur $M_2$.

Le protoconide crescentoïde est assez fortement incliné vers le métaconide. Sur le talonide, l'entoconide, conique et isolé, est séparé du métaconide par une profonde échancrure. En arrière de l'entoconide et disposé dans l'axe de la dent se trouve un hypoconulide réduit. Ce tubercule est à l'origine d'un cingulum postérieur surtout bien développé du côté labial. L'hypoconide, faiblement crescentoïde, est très incliné vers l'avant et vers le plan axial de la dent. La crête oblique vient s'atténuer vers la face postérieure du trigonide à la hauteur de la séparation entre le protoconide et le métaconide.

Toutes ces dents sont bordées antérieurement par un cingulum peu développé et dans la vallée transverse séparant le protoconide de l'hypoconide se trouve un bourrelet tuberculé (styles latéraux, mésostylide, *in* Teilhard, 1916-1921 : 75).

Sur la $M_3$, l'hypoconulide, monotuberculé, est assez peu saillant à l'arrière. Sa paroi linguale est en continuité avec l'entoconide, alors qu'une échancrure prononcée le sépare de l'hypoconide.

*Al 5242* (fig. 12 A, B)

La mandibule Al 5242 porte les alvéoles de $P_2$, de $P_3$, de $P_4$, la $M_1$ et la moitié postérieure de $M_2$ et la $M_3$ ; la disposition des alvéoles, ainsi que les proportions relatives des molaires sont identiques à celle que l'on observe sur la mandibule Al 5232. Les alvéoles des racines de $P_2$ sont arrondis et d'égale importance, ceux des racines de $P_3$ sont légèrement plus grands ; les alvéoles des racines de $P_4$ sont surtout très fortement développés transversalement. Sur $M_1$, le paraconide réduit est bien détaché du métaconide, mais sur $M_3$ ces deux tubercules sont rapprochés et presque fusionnés ; le bourrelet interlobaire latéral (labial) est présent sur chacune de ces molaires, mais il est ici tuberculé. L'entoconide, conique, peu puissant et en retrait, reste sans liaison avec son vis-à-vis l'hypoconide. $M_3$ diffère de celle de la mandibule type (Al 5232) par sa plus grande largeur au niveau du trigonide et la forme anguleuse de sa partie postérieure. De l'hypoconulide, extrêmement puissant, se détachent deux crêtes, l'une très en relief vers l'hypoconide, l'autre cuspidée vers la base postérieure de l'entoconide.

Le spécimen Al 5234 (Teilhard, 1916-1921, pl. III, fig. 22) porte $M_2$-$M_3$. La $M_2$ diffère de celle de la mandibule type par la coalescence du paraconide et du métaconide et par un entoconide relativement plus puissant ; sur $M_3$, plus large au niveau du trigonide, paraconide et métaconide sont dissociés.

La mandibule Al 5235 qui porte $M_2$-$M_3$ (Teilhard, 1916-1921, pl. III, fig. 20) est identique à Al 5232 par ses dimensions. Sur $M_2$, le paraconide est coalescent avec le métaconide,

et le bourrelet interlobaire latéral est absent ; ceci est aussi valable pour la $M_3$ Al 5237, qui possède de plus un trigonide relativement court, un hypoconulide à l'origine de trois arêtes particulièrement nettes, et un bourrelet latéral tuberculé.

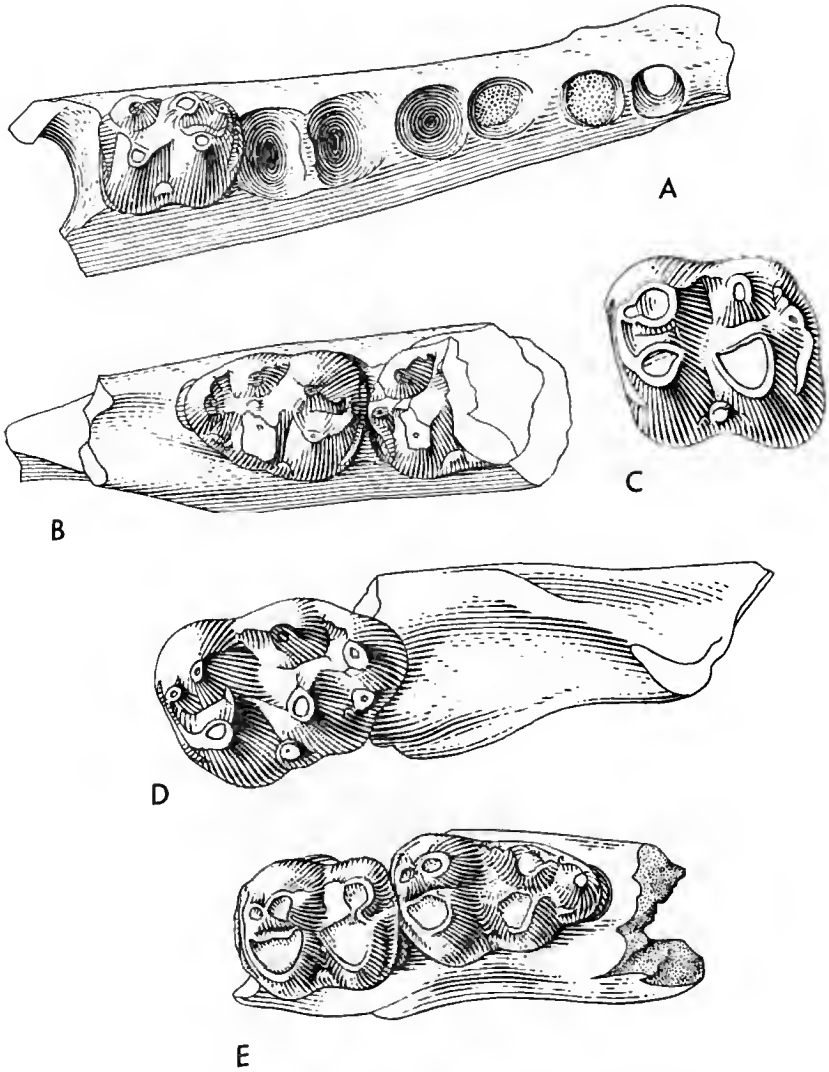


Fig. 12. — *Protodichobune oweni* Lemoine : A et B, fragment de mandibule droite avec des alvéoles de $P_2$, $P_3$, $P_4$ et la $M_1$ ; la $M_2$ cassée et la $M_3$ ; Al 5242 (coll. MNHN, Paris) ; probablement Sables à Unios et Térédines ; C et D, $M_2$ et $M_3$ gauches ; Al 5234, figuré *in* Teilhard de Chardin 1916-1921, pl. III, fig. 22 (coll. MNHN, Paris) ; probablement Sables à Unios et Térédines ; E, mandibule gauche avec $M_2$, $M_3$, C 4 L (coll. P. Louis) ; Cuis.

**Matériel des autres gisements**

**Grauves**

Toutes les molaires du gisement de Grauves reflètent une assez grande homogénéité dans leur morphologie générale. Les caractères pouvant être mis en relief concernent :

— leur forme massive, la largeur étant relativement forte par rapport à la longueur ;

— l'égale étendue du trigonide et du talonide, le premier étant légèrement plus élevé ;

— la concavité médiane que présentent les deux bords de la dent GR 132 L, cette concavité étant plus prononcée sur le bord labial ;

— la puissance du métaconide, celui-ci étant généralement très dilaté vers l'avant ; il peut être simple (GR 132 L, GR 7496) ou adjoint à un paraconide d'importance variable (GR 7499, GR 118 L, GR 7497), plus ou moins détaché vers l'avant ;

— l'inclinaison prononcée des tubercules externes à la fois vers l'avant et vers le plan axial de la dent ; cette inclinaison est plus prononcée sur les molaires postérieures ;

— l'entoconide, plus réduit que l'hypoconide et toujours situé en retrait, portant parfois une entoeristide prononcée (GR 132 L) ;

— la présence fréquente d'un bourrelet dans le sillon latéral séparant le protoconide de l'hypoconide ;

— l'hypoconulide toujours puissant, plus ou moins bien relié au bras postérieur de l'hypoconulide ;

— l'hypoconulide de $M_3$ massif et monoeuspidé ; de part et d'autre de ce tubercule sont souvent visibles des arêtes latérales, celle qui est située du côté lingual étant la mieux exprimée et pouvant même donner un bourrelet saillant.

La mandibule GR 109 L récoltée à Grauves par J. Michaux porte la série $P_4$-$M_2$, mais l'état d'usure très avancé de ces dents ne permet pas de connaître les détails de leur morphologie. La longueur $P_4$-$M_2$ (15,5), qui est de peu inférieure à celle de la mandibule type, est due au moindre allongement de $P_4$ ; les molaires sont en revanche bien développées transversalement.

**Cuis, Monthelon, Mancy**

Du gisement de Cuis est également connu un fragment de mandibule gauche (Cuis 4 L, fig. 12 e), portant $M_2$-$M_3$, à peu près identique au type de *P. oweni*. Sur le trigonide de $M_2$, le métaconide très volumineux est précédé d'un paraconide plus petit et contigu. Protoconide et hypoconide sont inclinés à la fois vers l'axe de la dent et vers l'avant. L'hypoconide est directement relié à l'hypoconulide. L'entoconide, moins développé que l'hypoconide, est relativement puissant ; entre les flancs externes de l'hypoconide et du protoconide existe un faible bourrelet tuberculé. La $M_3$ correspond à un schéma identique et présente un hypoconulide monoeuspide, court et massif. De forme conique, il est plus indépendant de l'hypoconide que sur la $M_3$ de la mandibule type de *P. oweni*.

La $M_2$ Mt 9 L est identique aux spécimens précédents ; la $M_3$ Mt 12 L est un peu particulière. Bien qu'ayant des dimensions à peu près comparables à celles de *P. oweni* type, elle en diffère par sa forme oblongue ; très dilatée antérieurement, sa largeur se réduit ensuite progressivement vers l'arrière ; l'entoeristide est particulièrement matérialisée de même que la liaison hypoconide-hypoconulide ; les bourrelets latéraux sont en revanche peu puissants.

Le *Protodichobune* sp. déterminé à Monthelon par Stehlin à partir d'un fragment de mandibule portant $P_4$-$M_3$ (Stehlin, 1906 : 668, fig. 93) peut être assimilé à l'espèce *P. oweni*. Les dimensions de la mandibule T.S. 80 sont très légèrement supérieures à celles de la mandibule type de l'espèce *oweni* (L $P_4$-$M_3$ : 24,9 mm contre 23,4 mm) mais les $P_4$ sont identiques sur les deux spécimens ; les molaires de la pièce T.S. 80 ne présentent en revanche aucun renflement tuberculé dans le sillon latéral séparant le protoconide de l'hypoconide. Elles diffèrent de celles d'*Aumelasia menieli* par leur taille inférieure et une largeur relativement moins importante.

Les deux $M_3$ de Mancy se différencient de celle du type de *P. oweni* par la faiblesse du bourrelet interlobaire externe (surtout sur MA 3 DE). Elles diffèrent l'une de l'autre par l'importance du paraconide et de l'entoconide. Le paraconide est réduit et accolé au métaconide sur MA 3 DE. Il est à peine exprimé sur MA 1 DE ; cette dent porte en outre un entoconide fortement dilaté vers l'hypoconide.

### *Prémolaires*

La prémolaire GR 7502 de Grauves est probablement une $P_3$ ; elle est modérément allongée et plus étalée transversalement à l'avant qu'à l'arrière. Le tubercule principal, légèrement avancé, est faiblement caréné ; il n'y a aucune trace de paraconide et seulement une ébauche de talon marquée par un cingulum très peu prononcé.

## Rapports et différences entre *Protodichobune* et *Hexacodus*

D'après Gazin (1955) le genre *Hexacodus* constitue l'homologue nord-américain du genre *Protodichobune*. Sur la base du moulage de la mandibule type de *Protodichobune oweni*, ainsi que de différents autres moulages de pièces de gisements d'Épernay montrant la variabilité de la $P_4$ chez cette espèce *oweni*, Van Valen (1971) considère que le genre nord-américain *Hexacodus* Gazin (espèce-type *H. pelodes* Gazin, 1952) est pratiquement identique à *Protodichobune* et propose de mettre les deux genres en synonymie. Les deux espèces nord-américaines primitivement attribuées à *Hexacodus* pourraient n'être en fait qu'une seule et même espèce nommée par Van Valen *Protodichobune pelodes*. L'auteur envisage toutefois l'éventualité que ces formes de la Knight Formation puissent être distinguées à un niveau subspécifique. Comme nous l'indique le moulage de la mandibule de l'espèce *H. uintensis* PU 16175 (Gazin, 1962, pl. 14, fig. 5), les molaires inférieures de cette espèce présentent une physionomie à peu près identique à celles de *Protodichobune oweni*. Tout au plus peut-on noter que sur les molaires de *Protodichobune* (animal de plus grande taille) l'entoconide est sensiblement plus puissant et plus étalé dans la direction de l'hypoconide. Cet entoconide est arrondi et parfaitement conique sur les molaires d'*H. uintensis*. Certaines différences

peuvent également être relevées sur les $P_4$ de ces deux espèces. Sur la mandibule type de *P. oweni*, cette $P_4$ porte une cuspide centrale volumineuse non divisée sur laquelle l'arête postérieure est très atténuée et sans liaison avec le soulèvement cingulaire postérieur. D'après le moulage d'une mandibule portant $P_4$-$M_2$, provenant de New York et déterminée *Hexacodus* cf. *pelodes*, la $P_4$ présente un tubercule central divisé et l'arête postérieure est pratiquement reliée au soulèvement cingulaire distal. Ce sont là bien sûr des différences mineures, mais qui valaient toutefois d'être soulignées au vu des observations qui vont suivre.

L'assimilation d'*Hexacodus* au *Protodichobune* ne peut en revanche être envisagée sur la base des molaires supérieures décrites par Gazin sous le nom de cf. *Hexacodus pelodes* provenant de La Barge (Green River Basin, Wyo., nº 1770, Gazin, 1962, pl. 7, fig. 2, et USNM 22248 et USNM 22434, pl. 14, fig. 1 et 3) et chez lesquelles peut être relevée l'apparition d'un métalophe, conséquence du déplacement du métaconule vers l'arrière.

Les molaires supérieures de *Protodichobune* diffèrent de celles des spécimens précédents par leurs contours arrondis, leurs tubercules principaux bulbeux, leur paracône et leur métacône non carénés, très éloignés du bord labial. Et l'on peut souligner d'ailleurs que les molaires supérieures de cet ? *Hexacodus* cf. *pelodes*, en particulier la pièce nº 1779 (pl. 7, fig. 2), présentent plus de points communs avec *Diacodexis* qu'avec *Protodichobune*. La détermination de ces documents n'ayant jamais été remise en cause à notre connaissance, on peut considérer qu'*Hexacodus* et *Protodichobune* sont des genres distincts. De cet *Hexacodus* dérive probablement, comme le suggèrent Guthrie (1967) et Van Valen (1971), le genre *Homacodon* aux molaires supérieures parfaitement quadrangulaires sur lesquelles les lophes transverses sont bien exprimés.

## C. — Genre **AUMELASIA** Sudre, 1980

Le genre *Aumelasia* (sp. *gabineaudi*) a été récemment créé pour un Dichobunidé découvert dans le gisement d'Aumelas d'âge lutétien. Nous avons considéré que ce nouveau genre dérivait du genre *Protodichobune*, et révélé à partir de documents inédits l'existence probable de ce rameau à l'Éocène inférieur.

Plusieurs échantillons apportent en effet la preuve qu'à Maney est représenté un Dichobunidé de grande taille morphologiquement intermédiaire entre *Protodichobune oweni* et *Aumelasia gabineaudi*. Identifiée également dans d'autres gisements de la formation des Sables à Unios et Térédines (Cuis, Monthelon, Mont-Bernon, et probablement aussi à Grauves), cette forme est décrite comme une nouvelle espèce du genre *Aumelasia*, attestant ainsi la différenciation précoce de ce rameau. La connaissance de la denture inférieure de cette forme permet également d'apporter quelques compléments à la diagnose originelle du genre *Aumelasia*.

Diagnose originelle : Sudre, 1980 : 204.

Diagnose émendée : Dichobunidé primitif plus grand que *Protodichobune* ; molaires supérieures de forme variable, à contours ovoïdes, plus ou moins dilatées antéro-postérieurement du

côté interne ; tubercules bulbeux et écrasés ; protocône situé en avant et métaconule déporté du côté postéro-interne ; mésostyle présent, généralement, parfois extrêmement développé sur $M^2$. Molaires inférieures très larges à la base de la couronne en raison de la très forte inclinaison du protoconide et de l'hypoconide, par ailleurs modérément crescentoïdes ; paraconide probablement absent ; entoconide bien développé et situé en avant ; hypoconide fort ; léger cingulum sur la paroi externe du protoconide, et bourrelet interlobaire fréquent. $M_2$ beaucoup plus forte que $M_1$.

Espèce-type : *A. gabineaudi* Sudre, 1980.

Localité-type de cette espèce : Aumelas (Hérault, France) ; Lutétien terminal.

Diagnose de cette espèce : *Aumelasia* de grande taille ; molaires supérieures sur lesquelles le métaconule est fortement décalé du côté postéro-interne. La $M^2$, très grande par rapport à $M^1$, porte un mésostyle très puissant. Ce denticule est pratiquement inexistant sur $M^1$. Longueur $M^1$-$M^3$ : 17 mm. Autre espèce : *A. menieli* n. sp.

## **Aumelasia menieli** n. sp.
(Fig. 13, 14)

Dérivation du nom : En hommage à M. Patrice Meniel, inventeur de nombreuses pièces provenant de Mancy y compris du maxillaire MA 14836 appartenant à cette espèce. Ce chercheur a généreusement fait don de sa collection au Muséum national d'Histoire naturelle de Paris.

Diagnose : *Aumelasia* primitif dont les molaires supérieures présentent un métaconule modérément déporté du côté postéro-interne. Mésostyle faible du $M^1$, puissant sur $M^2$. $P_4$ courte et massive, légèrement plus étroite à l'avant qu'à l'arrière, portant un gros tubercule central ne présentant aucune trace de dédoublement. Paraconide absent ; protoconide et hypoconide modérément crescentoïdes ; entoconide avancé. $M_2$ très grande par rapport à $M_1$ ; $M_3$ probablement très forte aussi.

Type de l'espèce : Mandibule droite portant $P_4$-$M_1$-$M_2$ et le lobe antérieur de $M_3$ ; MA 1 L (coll. P. Louis), fig. 14.

Localité-type : Mancy, région d'Épernay (France) ; niveau stratigraphique des Sables à Unios et Térédines (Cuisien supérieur).

Autres localités : Mont-Bernon, Monthelon, Cuis, ? Grauves.

Matériel récolté : **Mancy** : Maxillaire portant $M^1$-$M^2$ (MA 14836) ; 2 $M_1$, $M_3$ ; $P_3$. — **Cuis** : maxillaire avec $M^2$-$M^3$ ; $M^2$ et $M_2$. — **Grauves** : ? $M^2$. — **Mont-Bernon** : 2 molaires supérieures. — **Monthelon** : $M^1$ (ou $M^3$).

Dimensions (en mm) (cf. fig. 9) : **Mancy** : MA 1 L : L $P_4$-$M_2$ : 19,5 ; $P_4$ 6,5 × 3,9 ; $M_1$ 6 × 4,9 ; $M_2$ 7,9 × 6. — MA 42 L : $M_1$ 6,1 × 5. — MA 14836 : $M^1$ 5,5 × 7,2 ; $M^2$ 6 × 8. — MA 14717 : $M_1$ 6,5 × 5,3. — MA 37 SLP : $M_3$ 8 × 5,5. — MA 14719 : $P_3$ 7 × 3,6. — **Cuis** : Cuis (moulage, coll. Lille) : $M^2$ 6 × 7,2 ; $M^3$ 5,2 × 6,1. — 5 Cuis 19 : $M^2$ 6,3 × 5,3. — Cuis (coll. Collier) : $M_2$ 6,3 × 5,5. — **Grauves** : GR 156 L : $M^1$ ($M^2$) 5,2 × ?. — **Mont-Bernon** : MB 15731 : $M^1$ (ou $M^2$) 5,5 × 7,0. — MB 15746 : $M^1$ 5 × 5,9. — **Monthelon** : Mt 15730 : $M^1$ (ou $M^3$) 5,5 × 8.

### Discussion

Comme *Protodichobune*, le genre *Aumelasia* est très variable surtout par la taille et la forme de ses molaires. Les principaux critères permettant de distinguer les deux genres

n'ont été dégagés qu'après une analyse extrêmement serrée des échantillons. S'il est aisé de dissocier de *Protodichobune oweni* le maxillaire de Mancy MA 14836 (qui correspond au maximum de la variation observée dans notre échantillonnage), cela est moins facile pour d'autres spécimens. Certains d'entre eux sont même si proches du *P. oweni* de Grauves que, trouvés isolément, ils seraient inévitablement assimilés à cette espèce.

Ainsi, la distinction des molaires supérieures d'*Aumelasia* et de *Protodichobune* présente-t-elle le même type de difficulté que celui que pose le couple *Diacodexis-Protodichobune*, les morphologies observées au sein de chacun de ces binômes présentant des variations dont les amplitudes se recouvrent largement. D'après les molaires inférieures disponibles, la séparation de ces genres est plus évidente.

*Aumelasia* se distingue de *Protodichobune* par :

— des dimensions supérieures ;

— des molaires supérieures présentant dans tous les cas des tubercules bas et bunodontes ;

— la présence fréquente mais non constante d'un mésostyle, celui-ci étant généralement très développé sur $M^2$ ;

— des molaires inférieures à entoconide et hypoconulide bien développés, et sur lesquelles le protoconide et l'hypoconide sont fortement inclinés vers leurs vis-à-vis ; ceci est en relation avec la grande largeur des molaires à la base de la couronne ;

— une très grande disproportion entre $M_2$ et $M_1$.

## Description du matériel

### Denture supérieure

Sur le maxillaire MA 14836 (fig. 13 d) les molaires $M^1$ et $M^2$ diffèrent notablement par leurs dimensions : leurs tubercules sont massifs, arrondis et très écrasés ; le paracône et le métacône ne sont pratiquement pas carénés, mais il existe un mésostyle issu du cingulum, ce dernier étant surtout développé au niveau du métacône. Réduit sur $M^1$, ce mésostyle est au contraire très puissant sur $M^2$, mais il n'atteint pas, cependant, l'importance du mésostyle de la $M^2$ d'*A. gabineaudi*. Ainsi, le bord labial de cette dent, au lieu d'être convexe comme chez l'espèce-type du genre, montre une légère concavité en avant de la protubérance correspondant au mésostyle. Le cingulum externe ne rejoint pas le denticule, mais se rebrousse en arrière pour remonter sur le flanc labial du métacône. Autant que l'usure des dents permet de l'apprécier, le paraconule est bien détaché du protocône, ce dernier occupant une position avancée.

Relativement aux molaires supérieures de *P. oweni*, le métaconule s'est notablement déplacé vers l'angle postéro-interne de la dent (ceci est particulièrement net sur $M^2$). Ainsi, l'angle formé par les lignes protocône-paraconule et protocône-métaconule est légèrement plus ouvert que sur la molaire de *P. oweni*, mais moins toutefois que sur la molaire d'*A. gabineaudi* ; le déplacement du métaconule vers l'arrière, auquel est liée la valeur croissante de cet angle, constitue la principale tendance évolutive pouvant être soulignée dans l'évolution de ce rameau de Dichobunidés. Le spécimen MA 14836 est d'ailleurs le seul chez lequel cette

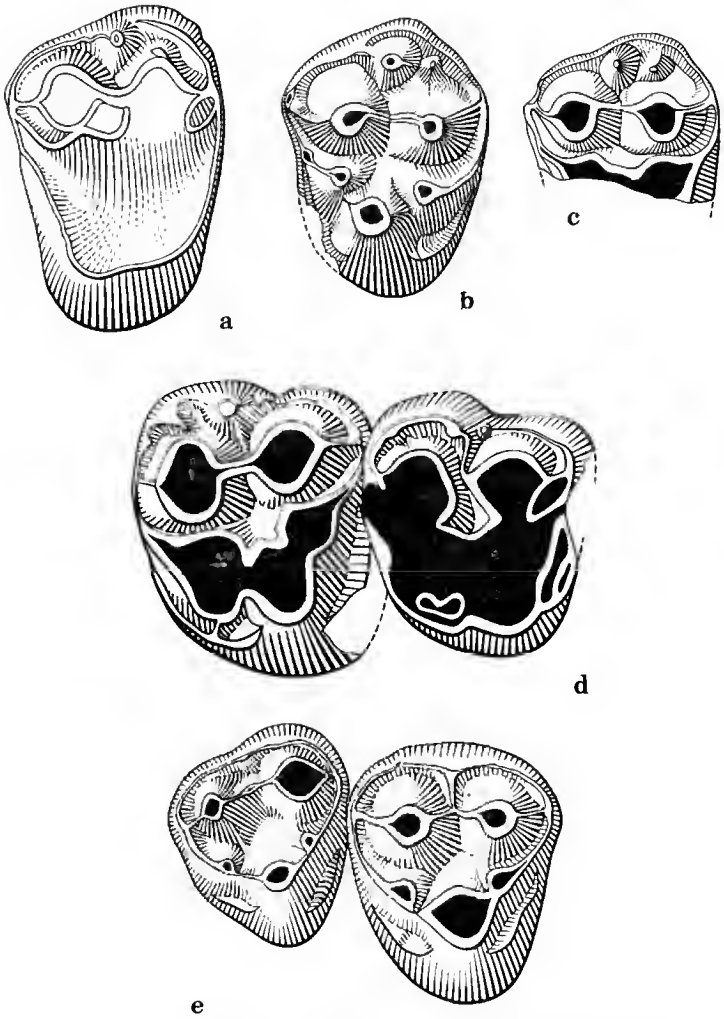


Fig. 13. — *Aumelasia menieli* n. sp. : a, $M^2$ gauche Mt 15730 ; Monthelon ; b, $M^2$ gauche MB 15731 (ex. coll. Monganaste) ; Mont-Bernon ; c, $M^2$ droite incomplète GR 156 L (coll. P. Louis) ; Grauves ; d, maxillaire droit avec $M^1$, $M^2$ ; MA 14836 (ex. coll. Meniel) ; Mancy ; e, fragment de maxillaire supérieur droit avec $M^2$, $M^3$ (coll. Lille, MHN Bâle) ; Cuis.

tendance soit aussi franchement exprimée. Ses dimensions étant par ailleurs élevées, il y a lieu de le considérer comme représentatif du maximum de variation au sein de l'espèce. Les cingulums antérieur et postérieur sont bien développés mais ils ne franchissent pas le flanc lingual du protocône.

Une molaire supérieure incomplète (GR 156 L, fig. 13 e) est le seul échantillon de Grauves susceptible d'appartenir au genre *Aumelasia*. Elle diffère des molaires de *Protodichobune*

*oweni* par la forme exagérément convexe de son bord labial due à la présence d'un puissant mésostyle, bien détaché de la ligne paracône-métacône.

Cette molaire peut être associée aux molaires de Mont-Bernon MB 15731 (fig. 13 b) et MB 15746. Quoique de dimensions différentes, ces deux spécimens indiquent un animal de taille supérieure au *Protodichobune oweni* de Grauves. En raison de sa longueur réduite, le spécimen MB 15746 est fortement développé transversalement ; le mésostyle est présent mais modérément développé, le bord externe assez peu convexe, le paracône et le métacône proches du bord labial. Le protocône pincé est légèrement en avant et l'angle formé par la préprotocrête et la postprotocrête peu ouvert. Aussi le métaconule est ici moins reculé que sur le maxillaire MA 14836 de Maney. Le cingulum antérieur rectiligne détermine un relief régulier moins important que celui qui correspond au cingulum postérieur.

La $M^2$ MB 15731, plus grande et plus globuleuse que la précédente, se rapproche de la $M^3$ du maxillaire de Cuis décrit ci-après (Cuis coll. Lille ; musée de Bâle). Le mésostyle est ici extrêmement développé et le bord labial très convexe. Paracône et métacône coniques et non carénés se trouvent ici nettement plus éloignés du bord. Le protocône est situé en avant et l'angle formé par la préprotocrête et la postprotocrête nettement plus ouvert que sur le spécimen MB 15746. Ces différences résultent soit de la variabilité intraspécifique, soit du rang qu'occupaient ces molaires dans la rangée dentaire. Le spécimen MB 15732 est probablement une $M^2$ ; le métaconule, bien détaché du protocône et plus fort que le paraconule, est nettement isolé dans la partie postéro-interne de la molaire ; les cingulums déterminent de très forts reliefs.

Le maxillaire portant $M^2$ et $M^3$ (coll. Lille, MHN Bâle, fig. 13 c), dont nous avons pu étudier le moulage, appartient également au genre *Aumelasia*. Par leurs dimensions importantes, leurs contours ovoïdes, et l'écrasement de leurs tubercules, ces molaires diffèrent notablement des molaires Cuis 169 L (de type diacodexide) et Cuis C 1 L attribuées au *Protodichobune oweni*. Sur ce maxillaire $M^2$ est d'ailleurs beaucoup plus grande que $M^3$. Peu développé dans le sens tranverse, on remarquera que l'angle formé par la préprotocrête et la postprotocrête est bien ouvert : les cingulums antérieur et postérieur sont courts mais très épais. Il n'y a pas ici de mésostyle, mais sur $M^2$ le cingulum externe émet un diverticule s'insérant entre le paracône et le métacône. La $M^3$ est proche morphologiquement de certaines molaires du gisement de Grauves ou du Mas de Gimel attribuées à *P. oweni*. Le fait qu'elle soit ici en association avec une $M^2$ distincte des molaires de cette espèce permet de souligner la difficulté que l'on a pour distinguer *Protodichobune* du genre *Aumelasia*. L'absence du mésostyle sur ces molaires est interprétée comme résultant de la variation intraspécifique. Pratiquement absent sur les molaires supérieures de *Protodichobune oweni*, ce denticule accessoire est beaucoup plus généralisé sur les molaires d'*Aumelasia* (en particulier sur la $M^2$).

L'unique molaire supérieure du gisement de Monthelon MT 15730 (fig. 13 a), qui est à un stade d'usure très avancé, a des dimensions s'accordant avec celles de la molaire du Mont-Bernon MB 15746. Comme cette dernière, elle porte un mésostyle modérément développé ; bien qu'elle soit très comprimée antéro-postérieurement, il n'est pas possible, étant donné sa taille, de l'associer aux molaires de *Protodichobune oweni* de Grauves ou de Cuis (cf. Cuis 169 L) ; ce spécimen nous montre là encore la grande variabilité des molaires du genre *Aumelasia*.

Denture inférieure (fig. 14).

A la denture inférieure la $P_4$ présente de nombreuses similitudes avec celle de *Protodichobune oweni*. Elle est courte, massive, et légèrement plus étroite à l'avant qu'à l'arrière. Elle porte un gros tubercule pratiquement central à bords arrondis, ne présentant aucune trace de division ; la face antérieure de ce tubercule est très légèrement carénée. Cette carène rejoint un denticule antéro-lingual bien développé (paraconide) déterminant un « crochet » particulièrement prononcé ; ce crochet est plus ouvert sur la $P_4$ de *P. oweni*. La face postérieure du tubercule central, qui s'abaisse très brutalement, présente également une carène s'atténuant sur le talonide. Celui-ci est limité par un soulèvement du cingulum

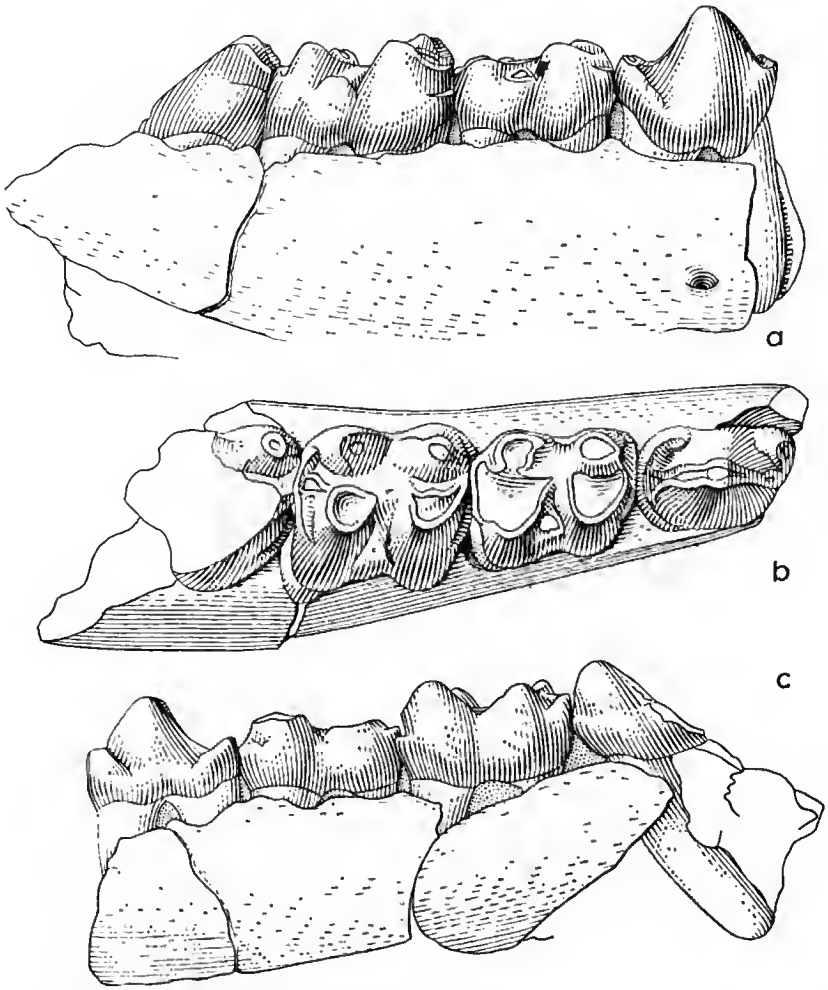


Fig. 14. — *Aumelasia menieli* n. sp. Mandibule droite avec $P_4$, $M_1$, $M_2$ et une partie du trigonide de $M_3$ ; MA 1 L, type de l'espèce (coll. P. Louis) ; Mancy : a, vue labiale ; b, vue occlusale ; c, vue linguale.

postérieur ne présentant aucun denticule accessoire comme c'était le cas chez *P. oweni*.

Pour la série des molaires inférieures, plusieurs caractères méritent d'être soulignés : 1) l'importante disproportion entre $M_1$ et $M_2$, la taille de ces dents augmentant brutalement vers l'arrière ; 2) l'inclinaison prononcée du protoconide et de l'hypoconide vers leurs vis-à-vis respectifs ; 3) l'absence de paraconide ; 4) la présence d'une crête oblique très prononcée ; 5) le développement de l'hypoconulide.

L'inclinaison des tubercules externes confère d'ailleurs un aspect très particulier à ces molaires qui sont très larges à la base de la couronne, et l'on peut imaginer qu'il en était de même pour la denture inférieure — inconnue à ce jour — d'*Aumelasia gabineaudi*.

Les molaires de *P. menieli* sont bordées antérieurement par un cingulum puissant ; le trigonide est à peu près équivalent au talonide et à peine plus élevé que ce dernier. Le protoconide massif est moins élevé que le métaconide, l'usure déterminant sur ce tubercule d'abord ($M_2$) une branche antérieure oblique dirigée vers l'avant du métaconide, ensuite une surface en forme de croissant préfigurant la structure classique observée sur les molaires d'Artiodactyles plus modernes. Ce métaconide arrondi et vertical ne présente aucune trace de division.

L'entoconide conique, vertical et puissant, occupe une position plus avancée que sur les molaires de *P. oweni* ; métaconide et entoconide sont très légèrement carénés, le premier à l'arrière, le deuxième à l'avant, si bien que la vallée séparant les deux tubercules forme un V très pincé. L'hypoconide extrêmement volumineux est incliné vers son vis-à-vis et franchement oblique vers l'avant. La crête oblique, bien matérialisée (au moins sur $M_2$), atteint à mi-hauteur la face limitant le trigonide.

L'hypoconulide est très saillant à l'arrière et le cingulum postérieur épaissi dans l'axe de la dent. En revanche, le bourrelet interlobaire labial, que l'on connaît sur les molaires de *Protodichobune*, se présente, chez *A. menieli*, sous forme d'un repli vertical plutôt tuberculé ; le faible échantillonnage étudié ne permet pas de savoir si cela correspond à un caractère propre au genre *Aumelasia*, ou s'il s'agit d'une simple variation comme cela a été observé chez *Protodichobune oweni*.

L'avant du trigonide qui subsiste sur $M_3$ nous montre qu'il n'y avait aucun paraconide. La largeur importante de ce trigonide permet d'imaginer que cette dent avait des dimensions élevées.

Les molaires inférieures de Cuis (moulage coll. Collier et 5 Cuis 19) sont à peu près identiques à leur homologue de la mandibule MA 1 L de Mancy, en particulier si l'on considère le développement de l'hypoconide, du denticule interlobaire externe et l'importance de l'hypoconulide. La $M_2$ (coll. Collier) de Cuis, dans un état de fraîcheur remarquable, présente tout de même un renflement transverse correspondant à une ébauche de liaison entre l'hypoconide et l'entoconide. L'apparition de cette structure est liée à l'élargissement basal de l'entoconide.

La dent isolée MA 14719 de Mancy est probablement la $P_3$ d'*Aumelasia menieli*, sa taille étant parfaitement compatible avec celle de la $P_4$ de la mandibule MA 1 L. Elle est d'aspect massif, simple, c'est-à-dire à un seul tubercule légèrement déporté vers l'avant, et ses faces latérales convexes sont symétriques. Ce tubercule est caréné à l'avant et à l'arrière, mais il n'existe aucun denticule antérieur. La carène postérieure, qui rejoint un léger soulèvement du bord de la dent, surplombe une dépression sur le flanc interne du tubercule principal.

(*A suivre.*)

*Achevé d'imprimer le 15 décembre 1983*

*Le 2e trimestre de l'année 1983 a été diffusé le 8 novembre 1983*

IMPRIMERIE NATIONALE

3 564 003 5

## Recommandations aux auteurs

Les articles doivent être adressés directement au Secrétariat du *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle*, 57, rue Cuvier, 75005 Paris. Ils seront accompagnés : de la traduction du titre en anglais, d'un résumé en français et en anglais, de l'adresse du Laboratoire dans lequel le travail a été effectué (en note infrapaginale sur la première page).

Le *texte* doit être dactylographié à double interligne, avec une marge suffisante, recto seulement. Pas de mots en majuscules, pas de soulignages (à l'exception des noms de genres et d'espèces soulignés d'un trait). Il convient de numéroter les *tableaux* et de leur donner un titre ; les tableaux importants et complexes devront être préparés de façon à pouvoir être clichés comme des figures.

La liste des *références bibliographiques*, à la fin de l'article, devra être présentée par ordre alphabétique des noms d'auteurs, chaque référence étant indiquée ainsi : auteur, initiales du (ou des) prénom, date, titre d'article ou d'ouvrage (en entier), revue abrégée selon la *World list of Scientific Periodicals*, tome (souligné), numéro (entre parenthèses), deux points, pagination et llustrations.

Les *dessins et cartes* doivent être réalisés à l'encre de chine. Les *photographies* seront le plus nettes possible et tirées sur papier brillant. Tenir compte de la justification du Bulletin : 14,5 cm × 19 cm. L'auteur devra indiquer l'emplacement des figures dans la marge de son manuscrit. Les légendes seront regroupées à la fin du texte sur un feuillet séparé.

*Tirés à part* : 50 tirés à part seront fournis gratuitement par article. Les auteurs peuvent éventuellement commander des tirés à part supplémentaires qui leur seront facturés directement par l'Imprimeur.

---

## MÉMOIRES DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

*Collection à périodicité irrégulière. Paraît depuis 1935. A partir de 1950, les Mémoires se subdivisent en quatre séries spécialisées : A, Zoologie ; B, Botanique ; C, Sciences de la Terre ; D, Sciences physico-chimique. (Format in-4°.)*

*Dernières parutions dans la série C*

T. 41 — Gaudant (Mireille). — Recherches sur l'anatomie et la systématique des Cténothrissiformes et des Pattersonichthyiformes (Poissons Téléostéens) du Cénomanien du Liban. 1978, 124 p., 57 fig., 10 pl. h.-t.

T. 42 — Lange-Badré (Brigitte). — Les Créodontes (Mammalia) d'Europe occidentale de l'Éocène supérieur à l'Oligocène supérieur. 1979, 249 p., 32 fig., 48 gr., 30 pl. h.-t.

T. 43. — Recherches océanographiques dans l'océan Indien. (Entretiens du Muséum, Paris, 20-22 juin 1977.) 1979, 253 p., fig. pl.

T. 44 — Gayet (Mireille). — Contribution à l'étude anatomique et systématique des Poissons Cénomaniens du Liban anciennement placés dans les Acanthoptérygiens. 1980, 151 p., fig., 29 pl.

T. 45 — Lauriat-Rage (Agnès). — Les Bivalves du Redonien (Pliocène atlantique de France). Signification stratigraphique et paléobiogéographique. 1981, 175 p., fig. 16 pl.

T. 46 — Fröhlich (François). — Les silicates dans l'environnement pélagique de l'océan Indien au Cénozoïque. 1981, 208 p., fig., pl.

T. 47 — Loreau (Jean-Paul). — Sédiments aragonitique et leur genèse. 1982, 314 p., fig., pl.

T. 48 — Lauriat-Rage (Agnès). — Les Astartidae (Bivalvia) du Redonien (Pliocène atlantique de France). Systématique, biostratigraphie, biogéographie. 1982, 118 p., fig., 16 pl.

T. 49 — Colloque sur le Turonien. (Entretiens du Muséum, Paris, 26-27 octobre 1981.) 1982, 240 p., 61 fig., 8 tabl., 4 pl.

T. 50 — Roucby (Jean-Marie). — La genèse des évaporites messiniennes de Méditerranée. 1982, 267 p., 72 fig., 18 pl.

*Ouvrages disponibles au Service de Vente des Publications du Muséum, 38, rue Geoffroy Saint-Hilaire, 75005 Paris*

MUSEUM
NATIONAL
D'HIST.NAT.